

JANA MAGALY TESSEROLLI DE SOUZA

REDES DE POLINIZAÇÃO EM ÁREAS RESTAURADAS DE
FLORESTA ATLÂNTICA DO SUL DO BRASIL

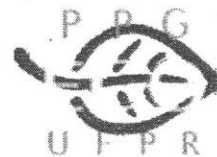
Tese apresentada como requisito parcial à
obtenção do título de Doutor em Ecologia e
Conservação, no Curso de Pós-Graduação em
Ecologia e Conservação, Setor de Ciências
Biológicas e da Saúde, Universidade Federal do
Paraná

Orientadora: Prof.^a Dr.^a Isabela Galarda Varassin

CURITIBA
2013



Ministério da Educação
UNIVERSIDADE FEDERAL DO PARANÁ
Setor de Ciências Biológicas
PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM
ECOLOGIA E CONSERVAÇÃO



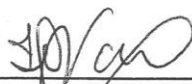
PARECER

Os abaixo-assinados, membros da banca examinadora da defesa da tese, a que se submeteu **Jana Magaly Tesserolli de Souza** para fins de adquirir o título de Doutora em Ecologia e Conservação, são de parecer favorável à **APROVAÇÃO** do trabalho de conclusão da candidata.

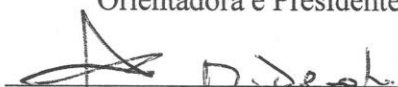
Secretaria do Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação.

Curitiba, 21 de fevereiro de 2013.


BANCA EXAMINADORA:




Profª. Dra. Isabela Galarda Varassin
Orientadora e Presidente



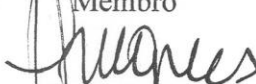
Prof. Dr. Mariano Devoto
Membro



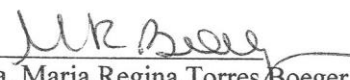
Prof. Dr. Marco Aurélio Ribeiro de Mello
Membro



Prof. Dr. Leandro Freitas
Membro



Profª. Dra. Márcia Cristina Mendes Marques
Membro

Visto: 

Profª. Dra. Maria Regina Torres Boeger
Coordenadora do PPG-ECO

*A Deus e
aos meus pais
Murilo e Myrza*

AGRADECIMENTOS

Agradeço, de coração, à minha orientadora, Isabela Galarda Varassin, por todo o apoio e incentivo durante estes quatro anos, tanto “ao vivo” quanto virtualmente. Por ter me transmitido confiança e tranquilidade, especialmente quando eu achava que as coisas não iriam dar certo... Por ter me conduzido a caminhar sozinha quando era preciso, mas também pelas suas sábias intervenções nos momentos necessários... E por todos os conhecimentos transmitidos.

À professora Márcia Marques, pela agradável convivência no laboratório... Por ter compreendido meu jeito “espaçoso” de ser, pelas reflexões científicas e filosóficas, pelo esclarecimento de dúvidas “vegetais” e pelos bate-papos informais...

E às duas, Isa e Márcia, por serem para mim exemplos de mulheres “totipotentes” que, com seu dinamismo, dedicação e competência, conseguem conciliar atividades diversas em seu dia-a-dia.

Aos professores André Padial e Maurício Moura, pelos inúmeros ensinamentos estatísticos e por toda a atenção, inclusive virtual. À Sabrina Araújo, pelas explicações didáticas quanto à “matemática” das redes e pelas conversas frutuosas.

Ao Programa de Pós-Graduação em Ecologia e Conservação da Universidade Federal do Paraná, pela oportunidade de fazer este doutorado. À secretária Val, pelo carinho e atenção. E a todos os professores do curso, que, com seus ensinamentos, questionamentos e conversas, contribuíram para o meu crescimento pessoal e profissional.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), pela concessão da bolsa.

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq), pelo financiamento do projeto nº 475127/2008 0 (Edital Universal) e do projeto nº 577336/2008 8 (Edital MCT/CNPq/CT-Agronegócio/CT-Hidro).

À Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS), por ter permitido a realização das coletas em suas reservas e pelo apoio logístico ao longo do trabalho de campo. A Ricardo Britez e Reginaldo Antunes Ferreira, pela atenção. A Carlinhos Bertholdi Pinheiro, pela ajuda na delimitação das parcelas amostrais e por ter me desafiado a não ser mais uma “menina de prédio”. À Tiana, Luiz, Jeferson, Antônio, Sueli, tia Zenira, tia Lurdes, João Pontes e família, pelo apoio e companhia... E aos guardas-parque Tônico, Davi, Nércio, Carlinhos, Vando, Toninho, Jandir, Fernando e Mateus, por carregarem as escadas pesadas e me segurarem nelas quando era preciso, por abrirem as trilhas cheias de *Brachiaria*, por espantarem as cobras inconvenientes e pela agradável companhia nas parcelas.

Ao Instituto Tecnológico SIMEPAR, pela concessão dos dados meteorológicos.

Ao grupo de pesquisa em Geometria, Topologia e Física Matemática da Universidade Federal do Paraná, pela orientação quanto à fórmula utilizada para a estimativa da densidade floral em espécies arbustivas e arbóreas.

A todas as pessoas que me auxiliaram em campo, seja por alguns minutinhos ou por muitos dias, seja por irem me buscar na parcela, por me ajudarem a carregar as escadas, por exercitarem sua paciência em frente às minhas plantas ou pela singela mas importantíssima companhia... À Ana Julia Donatti, Fabiano Rodrigo da Maia, Tiago Simões Malucelli, Carolina Yumi Shimamoto, Fernanda Fernandes Cordeiro de Lima, Camila Cristina Ferreira da Costa, Laércio Peixoto do Amaral Neto, Tássia Fendrich, Valquíria Costa, Lincoln José Michalski, Patrícia Michele da Luz, Bruna Cecília Ribeiro de Jesus, Nathalie Foerster, Mathias Erich Engels, Rafaela Steimbach Fruteira, Andrea Thays Marcondes, Janaíne Mioduski, Devânia Patrícia de Jesus, Aline de Carvalho, Carine Lima, Mônica Bolson, Thuane Braga, Ana Caroline Giordani, Vinícius Marcilio, Fernanda Gil Cardoso, Leandro Corrêa, Adriana Strapasson de Souza e Fabianinho Pontes.

À Carolzinha Ribeiro, por me ajudar a espetar insetos, medir flores, organizar planilhas, ordenar gavetas entomológicas, etc. E por seu companheirismo, paciência e compreensão. À Stephanie Schubert, por ditar pra mim os nomes difíceis das espécies durante a montagem das matrizes de interação. À Norma Ganho, pelo gerenciamento do empréstimo de material para armazenamento entomológico.

A todos os especialistas que me auxiliaram durante o árduo processo de identificação taxonômica e que, assim, tornaram possível a construção das extensas redes mutualísticas... Angiospermas: Olavo Araújo Guimarães, Renato Goldenberg, Osmar dos Santos Ribas, Cristiane Snak, Fabrício Schmitz Meyer, Julia Meirelles, Marília Borgo; Hymenoptera: Gabriel Augusto Rodrigues de Melo, Bolívar Rafael Garcete Barrett, Marcel Gustavo Hermes; Diptera: Amanda Ciprandi Pires, Mírian Nunes Morales, Wayne Mathis, Alessandro Pereira Colavite, Diana Grisales, Mário Luis Pessoa Guedes; Lepidoptera: Olaf Hermann Hendrik Mielke, Eduardo Carneiro dos Santos, Diego Dolibaina, Fabio Luis dos Santos; Coleoptera: Germano Henrique Rosado-Neto, Adelita Maria Linzmeier.

A todos os meus queridos colegas do Laboratório de Ecologia Vegetal: Fer Cardoso, Raquel, Vítor, Aline, Fabiano, Tiaguinho, Fer Lima, Carol Yumi, Vini, Turista, Tiago Machado, Ricardo, Pedro, Dani, Marcinha, Bianca, Carolzinha... A família LEV certamente tornou a realização desta pesquisa muito mais divertida e me ajudou a ter ainda mais ânimo para cumprir hora-extra na faculdade! Obrigada pelos cafés coletivos, pelas risadas, pela amizade, pelo auxílio no laboratório e pelo incentivo de sempre... À Fer Cardoso, por ter cedido gentilmente os dados florísticos do seu doutorado... Ao Fabi, pela preciosa companhia desde quando eu estava coletando flores na rodovia até nos “serões” preparando a tese... Ao Tiaguinho, pelo companheirismo e pelos comentários engraçadíssimos... À Alininha, pelas nossas trocas de experiência e desabafos que me ajudaram muito... Ao Vini, pelas conversas estatísticas e por às vezes ter sido nosso DJ após às 18h... À Carol Yumi, pela parceria em tooodas as horas... À Fer Lima, pelas palavras de sabedoria nos momentos oportunos... E ao Felipe, agregado do LEV, por todo o incentivo e apoio...

Aos meus queridos amigos Gabrielzinho, Maria Marta e Amanda, pela amizade de todos estes anos... É difícil traduzir em palavras tudo o que vocês fizeram por mim e representaram pra mim neste tempo... Obrigada por ouvirem minhas longas histórias, por me colocarem “pra cima”, por me fazerem enxergar as

coisas de outro jeito, pelos sábios conselhos e por serem presença de Deus na minha vida...

Ao Grupo de Oração Universitário do Politécnico, por me conceder a graça de poder viver em comunidade dentro da universidade... Em meio a tantas atividades do doutorado, foi neste grupo que eu pude me colocar a serviço de Deus e acabar recebendo d'Ele muito mais do que doando...

Ao professor Diego Vázquez, que tão bem me acolheu em seu laboratório. Por ter me desafiado a refletir com mais profundidade sobre as minhas predições e por ter me ensinado muito através do seu modo eficiente de fazer ciência. Também às meninas do laboratório, Georgi, Ana, Jimena, Nydia e Belén, pela agradável convivência no CCT, pelo auxílio com o idioma e pela companhia na *oficina*. À Jimena, pelo auxílio com os comandos do SEM. Ao professor Pablo Villagra, pelas sugestões referentes à introdução geral desta tese. Às meninas da Residência Atuel, que foram uma verdadeira família pra mim em Mendoza e que tornaram minha estadia muito mais agradável.

Aos membros da banca, Mariano Devoto, Marco Mello, Leandro Freitas e Márcia Marques, pelas considerações extremamente relevantes e proveitosas.

Às minhas primeiras orientadoras, professoras Tina e Julianne, por terem amparado meus primeiros passos na ciência... E ao meu orientador de mestrado, professor Renato Marinoni, pela amizade que sempre deixará saudade...

Ao Fer, que se tornou meu porto seguro neste tempo... Obrigada por toda a compreensão e paciência nas minhas ausências... Por ter me ajudado a priorizar o que deveria ser priorizado, especialmente nos últimos meses do doutorado... Por ouvir com carinho minhas reclamações e lamentações e por me dar uma “sacudidinha” com suas sábias palavras quando era necessário... Por me transmitir amor, alegria e serenidade...

A toda a minha família, especialmente aos meus pais, Murilo e Myrza... Sem o amparo e incentivo de vocês, a concretização deste sonho certamente não seria possível... Obrigada por seu amor incondicional, por sua constante preocupação com o meu bem-estar e por tudo o que vocês sempre fizeram por mim... Por sofrerem junto comigo e por se alegrarem junto comigo... Por rezarem por mim e por torcerem por mim... E também por terem me ajudado nos detalhes importantes das saídas de campo, por terem feito companhia na minha primeira viagem de kombi, por sempre contribuírem com suas valiosas opiniões...

E, finalmente, ao auxílio vindo do céu... À Nossa Senhora, que cuidou de mim em todo este tempo... E ao meu querido e amado DEUS, que foi a única presença constante em cada minuto destes quatro anos... Obrigada, Senhor, por estar sempre dentro do meu coração e por se manifestar através das inúmeras pessoas que passaram pela minha vida neste tempo... Obrigada por estar no comando do meu dia-a-dia e por conceder-me alegria de viver... Por me ajudar a aprender com os sofrimentos e a superar todos os desafios... Por acreditar nas minhas potencialidades e por me fazer ir além...

***“E aqui estamos nós,
abrindo portas com as perguntas
que geraram as nossas chaves.”***
(Rubem Alves, em Filosofia da Ciência, 1981)

SUMÁRIO

LISTA DE FIGURAS DO CAPÍTULO 1	X
LISTA DE TABELAS DO CAPÍTULO 1	XI
LISTA DE TABELAS DO CAPÍTULO 2	XII
LISTA DE FIGURAS DO APÊNDICE	XIII
RESUMO.....	14
ABSTRACT	16
INTRODUÇÃO GERAL	18
Especialização vs. Generalização nos sistemas de polinização	18
Sucessão ecológica	24
Relacionando os dois temas ecológicos	27
Referências.....	29
CAPÍTULO 1 – O método de restauração altera a topologia e a microestrutura das redes planta-polinizador? Um estudo de caso em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica	33
RESUMO.....	34
INTRODUÇÃO	35
MATERIAL E MÉTODOS	40
Área de estudo.....	40
Amostragem.....	41
Análise de dados	44
RESULTADOS	52
Comparação das propriedades de rede entre condições de manejo	52
Determinantes da dinâmica de interações par-a-par	52
DISCUSSÃO	54
Por que o manejo não influenciou topologia nem microestrutura das redes planta-polinizador?.....	54
Por que a distância geográfica entre parcelas teve um efeito reduzido nas interações planta-polinizador?	56
Determinantes da dinâmica das interações par-a-par	57
CONCLUSÕES	60
LITERATURA CITADA.....	61
TABELAS	70

FIGURAS	72
MATERIAL SUPLEMENTAR.....	75
CAPÍTULO 2 - Efeito da estrutura da vegetação sobre as propriedades de redes planta-polinizador em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica	95
RESUMO.....	96
INTRODUÇÃO	97
MATERIAL E MÉTODOS	100
Área de estudo e amostragem.....	100
Análise de dados	102
RESULTADOS	104
DISCUSSÃO	105
REFERÊNCIAS.....	111
TABELA	118
MATERIAL SUPLEMENTAR.....	119
CONSIDERAÇÕES FINAIS	120
APÊNDICES	122

LISTA DE FIGURAS DO CAPÍTULO 1

- FIGURA 1 – Redes quantitativas de interações planta-polinizador registradas ao longo de vinte meses em doze parcelas de Floresta Atlântica (Antonina, Paraná, Brasil), sob duas condições de manejo: regeneração natural e reflorestamento72
- FIGURA 2 – Diagramas de via descrevendo os relacionamentos causais hipotéticos entre variáveis. Os modelos A e B são relativos ao período total de levantamento e os modelos C e D referem-se aos dados de três meses de amostragem73
- FIGURA 3 – Modelos de equação estrutural selecionados pelo critério de Akaike a partir dos modelos hipotéticos. Os modelos A e B são relativos ao período total de levantamento e os modelos C e D referem-se aos dados de três meses de amostragem74

LISTA DE TABELAS DO CAPÍTULO 1

TABELA 1 –	Matriz de correlação de Mantel mostrando coeficientes de Spearman entre as matrizes de dissimilaridade do período total de amostragem (entre setembro/2009 e abril/2011)70
TABELA 2 –	Matriz de correlação de Mantel mostrando coeficientes de Spearman entre as matrizes de dissimilaridade do período de três meses de amostragem (entre dezembro/2009 e março/2010)71
APÊNDICE A –	Coordenadas geográficas das doze parcelas utilizadas para levantamento das interações planta-polinizador em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica (Antonina, Paraná, Brasil)75
APÊNDICE B –	Distância geográfica, em metros, entre as doze parcelas utilizadas para levantamento das interações planta-polinizador em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica (Antonina, Paraná, Brasil)76
APÊNDICE C –	Propriedades das redes planta-polinizador de áreas restauradas de Floresta Atlântica do sul do Brasil: valores observados (obs), aleatórios (aleat) e padronizados (Δ) das métricas77
APÊNDICE D –	Espécies e morfoespécies de plantas monitoradas ao longo dos vinte meses de levantamento das interações planta-polinizador em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica (Antonina, Paraná, Brasil), com suas respectivas formas de vida78
APÊNDICE E –	Espécies e morfoespécies de insetos que realizaram visitas legítimas às flores ao longo dos vinte meses de levantamento das interações planta-polinizador em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica (Antonina, Paraná, Brasil)81

LISTA DE TABELAS DO CAPÍTULO 2

TABELA 1 –	Modelos de regressão linear, selecionados pelo critério de Akaike (AIC), utilizando as propriedades padronizadas das redes planta-polinizador, riqueza de visitantes florais, abundância de visitantes florais, riqueza de plantas floridas no estrato herbáceo-arbustivo e densidade floral no estrato herbáceo-arbustivo como variáveis resposta e os atributos estruturais da vegetação como variáveis preditoras	118
APÊNDICE A1 –	Propriedades das redes planta-polinizador (valores não distintos do acaso não foram apresentados na tabela), atributos estruturais da vegetação, métricas referentes aos visitantes florais e métricas referentes às plantas floridas de cada parcela amostral em áreas restauradas de Floresta Atlântica do Sul do Brasil	119

LISTA DE FIGURAS DO APÊNDICE

- FIGURA 1 – Localização da área de estudo na Área de Proteção Ambiental de Guaraqueçaba, Paraná, Brasil. Em destaque, Reserva Natural Morro da Mina e Reserva Natural Rio Cachoeira123
- FIGURA 2 – Parcelas utilizadas para levantamento das interações planta-polinizador em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica (Antonina, Paraná, Brasil), sob duas condições de manejo e duas idades. A-F: regeneração natural; G-L: reflorestamento124
- FIGURA 3 – Interações planta-polinizador em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica (Antonina, Paraná, Brasil). A: Augochlorini (Hymenoptera, Apidae, Halictinae) visitando *Ludwigia* sp. (Onagraceae); B: *Bombus brasiliensis* (Hymenoptera, Apidae, Apinae) visitando *Tibouchina regnellii* (Melastomataceae); C: *Toxomerus* sp. (Diptera, Syrphidae, Syrphinae) visitando *Begonia fischeri* (Begoniaceae); D: *Palpada* sp. (Diptera, Syrphidae, Eristalinae) visitando *Spermacoce schumannii* (Rubiaceae); E: Hesperinae (Hesperiidae) visitando *Ageratum conyzoides* / *Barrosoa betonicaeformis* (Asteraceae); F: Elateridae (Coleoptera) visitando *Psidium cattleianum* (Myrtaceae)125

RESUMO

A polinização biótica, por conferir resiliência a comunidades restauradas, é um serviço ambiental a ser levado em conta no direcionamento de decisões em conservação. Por este motivo, as redes de interação planta-polinizador passaram a ser utilizadas na avaliação da prática da restauração ecológica. São muitos os fatores que podem influenciar o estabelecimento das interações em áreas restauradas. Por modificarem características do habitat, alterações na estrutura da vegetação, ocasionadas pelo tipo de manejo por exemplo, poderiam interferir nas condições microclimáticas e na disponibilidade de recursos em geral, afetando, assim, a topologia das redes mutualísticas. O presente trabalho avaliou a restauração das redes de interação planta-polinizador em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica do sul do Brasil. Foram comparadas duas condições de manejo – reflorestamento e regeneração natural – com relação à topologia das redes. Foi verificada a contribuição relativa do manejo e de fatores como distância geográfica, composição florística, composição faunística, abundância temporal de flores e insetos e acoplamento fenológico planta-polinizador em prever o estabelecimento das interações par-a-par em doze redes altamente resolvidas. Além disso, analisou-se como os atributos estruturais da vegetação afetam a topologia destas redes. Para tanto, foram selecionadas seis parcelas em áreas de reflorestamento e seis em áreas de regeneração natural. O levantamento dos visitantes florais e das plantas visitadas por inseto foi realizado mensalmente, nas doze parcelas amostrais, de setembro/2009 a abril/2011. As flores foram contabilizadas durante três meses, na estação do verão. Os atributos estruturais da vegetação mensurados foram área basal, variância do diâmetro à altura do peito, altura máxima e densidade de indivíduos do dossel, e ainda densidade de indivíduos do sub-bosque. As propriedades de rede calculadas foram diversidade de interações, equitatividade de interações, especialização de rede, conectância, modularidade e aninhamento. Contrariamente ao esperado, as propriedades de rede foram semelhantes nas parcelas em distintas condições de manejo, e a dinâmica das interações par-a-par entre plantas e polinizadores não foi explicada pelo método de restauração. Nos modelos de equação estrutural, o acoplamento fenológico foi considerado o melhor determinante das interações, sendo seguido por abundância temporal e composição florística. A altura máxima do dossel destacou-se como um dos atributos estruturais mais importantes para explicar a topologia das redes. O aumento na diversidade e equitatividade de interações e a redução na especialização da rede foram relacionados com o aumento na altura máxima, possivelmente devido à maior riqueza de espécies floridas proporcionada pelo incremento na complexidade da estrutura vertical. Os modelos de regressão envolvendo riqueza de plantas floridas e densidade floral não foram significativos, indicando que os efeitos da estrutura da vegetação foram dados por alterações do habitat não relacionadas à disponibilidade de flores. Desta forma, as características estruturais da vegetação e os fatores ligados à quantidade/qualidade de recursos florais devem exercer influências independentes sobre as redes planta-polinizador nas áreas estudadas. Concluiu-se

que as diferenças entre condições de manejo foram demasiadamente sutis em áreas jovens a ponto de não serem evidentes no nível de interações planta-polinizador, mas destacou-se a necessidade de estudos em áreas sucessionais mais avançadas.

Palavras-chave: abundância; acoplamento fenológico; floresta ombrófila densa; insetos; interações mutualísticas; métricas de rede; recursos florais; reflorestamento; regeneração natural; sucessão.

ABSTRACT

Biotic pollination may lead to a higher resilience in restored communities, thus it is an important environmental service to guide conservation decisions. For this reason, plant-pollinator interaction networks began to be used to evaluate ecological restoration practices. There are many factors that can influence the establishment of interactions in restored areas. Changes in the structure of the vegetation, caused by the kind of management, for example, can modify the characteristics of the habitat. This may interfere with the microclimatic conditions and the availability of resources, and then affect the topology of the mutualistic networks. This study aimed to evaluate the restoration of plant-pollinator networks in early successional areas of Atlantic Forest in Southern Brazil. We compared two conditions of management, reforestation and natural regeneration, with respect to the network topology. We tested the relative contribution of the management and factors as geographic distance, floristic composition, faunal composition, temporal abundance of flowers and insects and plant-pollinator phenological coupling in the prediction of the establishment of the pair-wise interactions in twelve networks highly resolved. Furthermore, we evaluated how vegetation structural attributes affect the topology of these networks. To this end, we selected six plots in reforestation areas and six in natural regeneration areas. The survey of pollinators and plants visited by insects was conducted monthly in the twelve plots from September/2009 to April/2011. The flowers were accounted for three months during the summer season. The vegetation structural attributes evaluated were basal area, variance of the diameter at breast height, maximum height and density of the canopy, and also density of the understory. The network properties measured were interaction diversity, interaction evenness, network specialization, connectance, modularity and nestedness. Contrary to the initial expectation, the network properties were similar in plots in different management conditions, and the dynamics in pair-wise interactions between plants and pollinators was not explained by the restoration technique. In structural equation models, the phenological coupling was considered the best predictor of interactions, followed by temporal abundance and floristic composition. The maximum height of the canopy was the most important structural attribute explaining the network topology. The increase in interaction diversity and evenness, and the reduction in the network specialization were related to the increase in the maximum height, possibly due to greater floral diversity caused by the higher complexity of the vertical structure. Regression models involving flowering plants richness and floral density were not significant, indicating that the effects of the vegetation structure were given by habitat changes unrelated to the availability of flowers. Thus, the structural characteristics of the vegetation and the factors related to the quantity/quality of floral resources should exert independent influences on plant-pollinator networks in the studied areas. We concluded that differences between the management conditions were very subtle in young areas and thus were not apparent at the level of plant-pollinator interactions. However, we emphasize the need for studies in more advanced successional areas.

Key-words: abundance; phenological overlap; rain forest; insects; mutualistic interactions; network metrics; floral resources; reforestation; natural regeneration; succession.

INTRODUÇÃO GERAL

1. Especialização vs. Generalização nos sistemas de polinização

Para uma melhor compreensão sobre como emergiram as discussões de especialização vs. generalização em redes planta-polinizador e vislumbrar a situação atual deste debate, torna-se necessária uma breve contextualização acerca da evolução do conhecimento em ecologia da polinização. Sendo assim, esta revisão teve como ponto de partida os primeiros estudos naturalistas na área e perpassou pelos trabalhos de coevolução, pela mudança de enfoque das relações espécie-espécie para interações em nível de comunidade e pela inserção do tema na abordagem de redes complexas.

A polinização por agentes bióticos vem sendo amplamente estudada desde 1761, quando o botânico alemão Joseph Gottlieb Kölreuter inaugurou os trabalhos científicos de cunho experimental em biologia da polinização. Ele foi o primeiro a reconhecer os animais como polinizadores da maioria das plantas, ao realizar experimentos de polinização controlada, relacionar o número de grãos de pólen depositados no estigma à produção de frutos e sementes e notar que, com a exclusão dos insetos às flores, não ocorria frutificação (WASER, 2006).

Quase concomitantemente, em 1793, Christian Konrad Sprengel, outro botânico alemão, lançou um livro tratando da estrutura e fertilização das flores. Descreveu características morfológicas e funcionais de centenas de flores, categorizando-as dentro de classes conforme número e arranjo dos estames, recompensa para polinizadores e expressão sexual (WASER 2006), e indicou a existência de adaptações mútuas entre as flores e seus polinizadores (FÆGRI; VAN DER PIJL, 1971). Com isso, o cientista contribuiu para o estabelecimento de duas diferentes frentes de estudo em polinização: a obtenção de informação empírica das interações planta-polinizador e a organização da diversidade de fenótipos florais. Além disso, apontou a existência de flores de engodo e também de insetos pilhadores de néctar.

Ambos os pioneiros em ecologia da polinização observaram que muitas das flores são visitadas por numerosas espécies de insetos, mas que há também aquelas que são fertilizadas por uma única espécie animal (WASER 2006).

Charles Darwin contribuiu grandiosamente com essa área de estudo, por meio do seu famoso livro *“On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects and the good effects of intercrossing”* (DARWIN, 1862), que permanece um clássico até os dias de hoje (MICHENEAU; JOHNSON; FAY, 2009). Nesta publicação, Darwin descreveu meticulosamente os mecanismos de polinização em Orchidaceae. Ao estudar a morfologia floral de uma orquídea com cálcar demasiadamente longo, concluiu que somente uma mariposa esfingídea grande e com probóscide longa seria capaz de polinizá-la. E sugeriu que isto seria dirigido por seleção natural, na medida em que ocorreria um incremento no sucesso reprodutivo da planta quando o cálcar fosse mais longo que a probóscide da mariposa, obrigando-a a comprimir com sua cabeça a coluna da orquídea para se alimentar do néctar (segundo NILSSON, 1992). Por outro lado, a seleção natural favoreceria também um alongamento da probóscide para tornar a mariposa capaz de obter acesso ao néctar localizado na base do esporão (segundo MICHENEAU; JOHNSON; FAY, 2009).

Com Charles Darwin vieram muitos outros cientistas que forneceram importantes contribuições ao estudo das flores e seus polinizadores, tais como Hermann Müller, Fritz Müller, Federico Delpino, Friedrich Hildebrand e Paul Knuth (segundo FÆGRI; VAN DER PIJL, 1971).

O século XX também foi marcado por descobertas notáveis em ecologia da polinização, sendo que um importante aporte surgiu de estudos em outros tipos de interações ecológicas. Mode (1958), ao observar o impacto da ferrugem em plantações agrícolas, desenvolveu um modelo de evolução contínua e cíclica entre hospedeiro e patógeno e inaugurou o termo “coevolução”. O termo foi popularizado por Ehrlich e Raven (1964), os quais notaram que grupos intimamente aparentados de borboletas tendiam a se alimentar de plantas hospedeiras também aparentadas. Isso fornecia indícios da existência de uma longa história evolutiva conjunta, já que envolvia a capacidade das borboletas em tolerar compostos secundários produzidos pelas plantas.

Muitas das ideias iniciais em coevolução foram provenientes de estudos em organismos tropicais (MARQUIS; DIRZO, 2002), e prontamente este tema foi inserido no contexto das interações mutualísticas, levando à idealização dos sistemas como especializados. Os primeiros trabalhos em ecologia da polinização que apresentaram um enfoque coevolutivo foram os de Galil e Eisikowitch (1968) e

de Dodson *et al.* (1969). Galil e Eisikowitch (1968) descreveram o comportamento reprodutivo de *Ficus sycomorus* no Kenya bem como a biologia associada das espécies de vespas que ovipositam em suas flores. Os autores perceberam que os benefícios da planta (número de ovários fertilizados resultando em sementes) e das vespas polinizadoras (produção bem-sucedida da prole) eram dependentes do nível de intervenção por espécies não-polinizadoras e por espécies parasitas, sendo que uma maior intervenção no processo reduzia o impacto seletivo mútuo entre *Ficus* e vespas polinizadoras. Por sua vez, Dodson e colaboradores (1969) descobriram que a associação entre orquídeas e abelhas euglossine, por ser espécie-específica, prevenia hibridação entre populações de plantas compatíveis. Cada espécie de orquídea produz seu conjunto próprio e único de fragrâncias, principal meio de atração a polinizadores, de tal modo que mudanças genéticas afetando a produção dos componentes da fragrância podem alterar a atratividade a polinizadores e ocasionar, eventualmente, isolamento reprodutivo de uma população.

Apesar de ambas as pesquisas mencionadas acima abrangerem conceitos relacionados à coevolução, os autores não utilizaram este termo em seus artigos. Acredita-se que o primeiro estudo empírico de polinização utilizando o termo coevolução seja o de Heithaus, Opler e Baker, que aborda as estratégias de forrageio dos morcegos em uma espécie de planta quiropterofílica neotropical (HEITHAUS; OPLER; BAKER, 1974).

Como se observa, coevolução compreende um tema relativamente recente dentro da Ecologia, tendo sido explorado por uma série de trabalhos teóricos, que tentaram avaliar os estudos empíricos realizados anteriormente sob uma perspectiva mais evolutiva, além de extrair padrões a partir dos dados obtidos na natureza. Como exemplo, Macior (1971) relatou a ocorrência de convergência evolutiva de morfologia floral em vários *taxa* vegetais não aparentados, associada à pressão funcional exercida por alguns polinizadores, afirmando que os mecanismos de polinização estão em constante evolução. Pouco depois, Janzen (1980) definiu precisamente o termo coevolução e apontou seus usos indevidos, destacando que coevolução não é sinônimo de interação, simbiose ou mutualismo. Por sua vez, Howe (1984) questionou a existência de especialização recíproca entre duas espécies, por ela ser possível em princípio, mas improvável na realidade, devido às mudanças temporais e espaciais na composição das comunidades onde plantas e animais interagem. Ele defendeu a ideia de que os relacionamentos facultativos

seriam a regra, enquanto que os mutualismos obrigatórios par-a-par compreenderiam exceções, afirmando que a especialização poderia até ocorrer, mas em níveis taxonômicos superiores à espécie.

E é justamente sobre este tipo de especialização que Fægri e van der Pijl (1966) trataram em seu livro "*The principles of pollination ecology*". Eles consolidaram a visão de que combinações de atributos florais refletem o tipo de polinizador e descreveram detalhadamente as diferentes síndromes de polinização. Para estes autores, a tendência evolutiva geral em polinização conduz a um maior refinamento e interdependência mútua entre flor e polinizador (o que pode apresentar vantagens, mas também desvantagens, no caso de extinção local).

O paradigma de que os sistemas de polinização tendem à especialização, como apresentado anteriormente, esteve implícito em estudos sobre evolução das angiospermas, coevolução planta-polinizador e no conceito de síndrome de polinização (KULLENBERG, 1961; POWELL; MACKIE, 1966; GALIL; EISIKOWITCH, 1968; DODSON *et al.*, 1969; MACIOR, 1971; HEITHAUS; OPLER; BAKER, 1974; entre muitos outros trabalhos apresentando casos de especialização par-a-par e/ou aceitando a especialização como padrão prevalente).

Em contrapartida, Waser e colaboradores (1996), seguindo a linha de pensamento de Howe (1984), defenderam com veemência que os sistemas de polinização são mais generalistas e dinâmicos do que se pregava anteriormente. Desta forma, seu trabalho constituiu um marco para a ecologia da polinização. Segundo estes autores, a generalização é maior quando consideramos tempo e espaço no registro das interações. Eles construíram modelos que sugeriram ser vantajoso para uma dada planta se especializar ao polinizador mais abundante e/ou eficiente em um dado tempo e espaço; porém, com a subsequente flutuação espaço-temporal da entomofauna e dos serviços do polinizador, a especialização se tornaria menos plausível e a generalização aumentaria. Os autores reconheceram a existência de restrições comportamentais, morfológicas e fisiológicas influenciando as associações planta-polinizador em diferentes escalas temporais. Entretanto, defenderam que estas restrições raramente são fortes o suficiente para limitar polinizadores a uma única espécie ou a poucas espécies de planta.

Johnson e Steiner (2000) fizeram uma breve revisão sobre especialização e generalização nas interações planta-polinizador e acalmaram os ânimos da discussão, ao ressaltar a necessidade de ampliação do conhecimento na área e

advertir sobre a utilização errônea – mas comum e de fato necessária – dos referidos conceitos como uma simples dicotomia, e não como um *continuum* conforme ocorre na realidade.

Em meio ao debate caloroso, Bascompte *et al.* (2003), analisando 52 redes mutualísticas, revolucionaram os estudos das interações em nível de comunidade, colocando em xeque a especialização simétrica (especialistas interagindo com especialistas e generalistas com generalistas) que os biólogos da polinização defenderam por tanto tempo. Os autores demonstraram que as teias mutualísticas são altamente aninhadas, avaliando as implicações desta estruturação para a comunidade. Redes aninhadas são altamente coesivas, ou seja, as espécies de planta e de animal mais generalistas interagem entre si gerando um núcleo denso de interações ao qual o restante da comunidade é conectado. Além disso, o aninhamento organiza a comunidade de um modo altamente assimétrico, com espécies especialistas interagindo somente com generalistas. Isso possibilita que as comunidades mutualísticas coevoluam de uma maneira peculiar, que fica entre a coevolução par-a-par bem especializada e a coevolução altamente difusa. Ou seja, um núcleo de *taxa* pode dirigir a evolução da comunidade como um todo (BASCOMPTE *et al.* 2003).

Ao longo dessas discussões acerca do padrão prevalente nos sistemas de polinização, percebem-se divergências no conceito de especialização (FENSTER *et al.*, 2004). Alguns autores remetem à especialização quando há uma associação íntima entre duas espécies, sem interferência de uma terceira. Outros se referem à especialização quando, dentre um grupo de insetos que visitam determinada espécie de planta, um único se destaca como polinizador eficiente. E ainda há os que consideram que a especialização ocorre quando plantas detentoras de determinado conjunto de atributos florais (= síndromes de polinização) interagem com um grupo específico de polinizadores. Estas divergências conceituais foram abordadas primeiramente por Fenster *et al.* (2004). Estes autores analisaram, sob outro ponto de vista, o mesmo banco de dados utilizado por Waser *et al.* (1996) e tiveram conclusões antagônicas: enquanto, para os últimos, 91% das plantas foram consideradas generalistas, para os primeiros, 75% das espécies exibiram especialização dentro de grupos funcionais de polinizadores. Na concepção de Fenster e colaboradores (2004), grupos funcionais, embora algumas vezes difíceis

de delimitar na prática, são claramente mais relevantes à especialização em comparação à categoria de espécie.

Em meio ao debate, Vázquez e Aizen (2006) sugeriram a terminologia “especialização fundamental” e “especialização realizada”, buscando distinguir o grupo de polinizadores potenciais de uma dada espécie daquele grupo de polinizadores que realizam de fato interação com a mesma. A especialização realizada depende do contexto ecológico da comunidade onde os indivíduos estão inseridos, sendo mais amplamente empregada na literatura devido à dificuldade de se conhecer o que acontece com as interações fora das fronteiras arbitrárias dos estudos empíricos. Os autores utilizaram ainda modelos nulos para testar quais fatores são determinantes da especialização/generalização das comunidades de plantas e de polinizadores. Deste modo, eles concluíram que propriedades simples da comunidade, tais como riqueza de espécies e frequência de interação de cada espécie, podem ser os determinantes mais imediatos dos padrões de especialização/generalização ou assimetria das interações, sendo dispensável evocar coadaptação (resultante de coevolução) entre os parceiros da interação.

Tratando ainda das distintas definições, Ollerton e colaboradores (2007) distinguiram três tipos de especialização/generalização: ecológica, funcional e fenotípica. A primeira se refere ao número de espécies de polinizadores com as quais uma planta efetivamente interage; a segunda se refere ao número de grupos funcionais (em um nível taxonômico superior à espécie); e a terceira se refere às adaptações exibidas por uma flor (OLLERTON *et al.*, 2007). Os autores apresentaram diferentes casos em que uma classificação simplista das espécies em generalistas vs. especialistas seria complicada, recomendaram o uso de termos mais específicos e alertaram que a escolha de determinado conceito (por exemplo, funcional em detrimento de ecológico) pode levar a conclusões bastante distintas, por mais que os dados empíricos sejam os mesmos. Além destes três conceitos, Armbruster (2006) introduziu o termo “especialização evolutiva”, que se refere ao processo de evoluir em direção à especialização, havendo uma restrição da gama de polinizadores nas espécies derivadas em comparação às basais.

Vários estudos empíricos continuaram abordando esta questão, como é o caso do trabalho de Petanidou *et al.* (2008). Os autores, analisando a dinâmica da rede de interação planta-polinizador de uma comunidade mediterrânea durante quatro anos consecutivos, evidenciaram um elevado *turnover* temporal nas

interações entre pares de espécies. Muitas espécies de planta ou polinizador emergem como especialistas em um ano, mas tendem a interagir com parceiros diferentes quando observadas em outros anos. Concluíram que a especialização (ecológica) nas interações planta-polinizador pode estar sendo altamente superestimada quando medida em curtos períodos de tempo.

2. Sucessão ecológica

Paralelamente à busca pelo entendimento da estruturação dos sistemas de polinização, biólogos tentavam compreender a dinâmica das comunidades vegetais ao longo do tempo. O processo de sucessão ecológica começou a intrigar a comunidade científica a partir de 1860, quando Thoreau descreveu a substituição de árvores em florestas norte-americanas, através da dispersão de sementes por esquilos. Em 1899, Cowles, ao observar que as plantas colonizavam dunas de areia seguindo uma ordem cronológica, deu o primeiro passo rumo à compreensão do processo de sucessão ecológica, sendo considerado o grande pioneiro nesta área de estudo (segundo TANSLEY, 1935).

Alguns anos depois, Clements forneceu importantes contribuições ao tema, sendo que sua teoria, apesar de possuir algumas limitações e de ter sido fortemente criticada por muitos autores subsequentes, contém princípios que continuam sendo de grande valia até os dias de hoje (PICKETT; CADENASSO; MEINERS, 2009). Clements (1916) comparou a sucessão com o desenvolvimento de um organismo complexo, aceitando a maturidade como o alvo necessariamente atingido pela vegetação após os processos de mudança, definidos especialmente pelo clima. Eventuais heterogeneidades foram atribuídas aos tipos variados de distúrbio físico, tais como fogo e pressão de pastejo. Clements assumiu a sucessão como um processo sequencial, progressivo e unidirecional, que conduz a comunidade, após todas as etapas sucessionais e na ausência de distúrbio, a um clímax único (CLEMENTS, 1936).

Pouco tempo depois, Gleason (1926) investigou o processo de sucessão ecológica sob uma nova perspectiva, muito mais individualista. Segundo Gleason, a sucessão não tem uma sequência fixa e regular, sendo, portanto, influenciada pela composição da comunidade. Esta é determinada por fatores estocásticos relacionados à dispersão/migração de espécies e às condições ambientais que limitam o estabelecimento das plantas. Estas condições ambientais não são

definidas unicamente pelo clima, mas sofrem influência da localização geográfica e da vegetação do entorno, além de serem sujeitas a flutuações temporais acentuadas. Gleason formulou diversos argumentos para refutar a ideia de que uma comunidade funciona coesivamente como um organismo (MCCOOK, 1994), mas seu ponto de vista foi deixado de lado pela comunidade científica durante muitos anos.

Outro autor que questionou a teoria de que a comunidade seria um organismo complexo foi Tansley (1935), usando, em substituição, o termo “quase-organismo”. Para ele, a sucessão é um processo contínuo de mudança na vegetação que pode ser separado em fases e interrompido por catástrofes não relacionadas a processos sucessionais. A sucessão pode ser autogênica, quando as mudanças são dirigidas pelas atividades das próprias plantas, ou hlogênica, quando são os fatores externos que dirigem as mudanças, reconhecendo que, na realidade, ocorre uma mistura das duas classes de fatores. O autor redefiniu o termo clímax como sendo o estado mais próximo do equilíbrio dinâmico atingido pela vegetação e levantou a possibilidade de haver mais de um clímax em cada região climática.

Com ideias similares às de Gleason, Egler (1954) propôs que a sucessão secundária pode ser determinada mais pela composição florística inicial de uma área que pelo revezamento florístico (espécies de plantas chegando sucessivamente) sugerido por Clements. Segundo Egler, a sucessão é resultado das histórias de vida dos organismos que compõem a comunidade. Ele argumentou que a hipótese da existência de um ponto final único e estável para determinado local – o clímax – é improvável.

Contudo, somente Whittaker, com a utilização de dados de campo de várias regiões e o desenvolvimento de novos métodos (como a técnica de análise de gradiente), conseguiu substituir o paradigma clementisiano pelo gleasoniano (WESTMAN; PEET, 1982). Adotando o conceito individualista de Gleason, Whittaker (1951) explicou que a substituição ao longo do tempo durante o processo de sucessão ecológica ocorre com as espécies, e não com as comunidades. Como as variações espaciais induzem diferenças na composição florística de local para local, não pode existir um monoclímax regional determinado pelo clima, mas sim gradientes de vegetação em estado de equilíbrio: uma matriz de clímax regional. Esse novo conceito deu margem para análises posteriores de sucessão na base da substituição espécie-por-espécie por diversos autores (WESTMAN; PEET, 1982).

Um importante modelo preditivo foi proposto por Horn (1974, 1975). O autor estimou as probabilidades de substituição de espécies pela mensuração das densidades relativas das plântulas sob a copa de árvores maduras e assumiu que essas proporções representavam as taxas de substituição prováveis para cada espécie. Ele utilizou estas técnicas com sucesso para descrever mudanças na composição de espécies ao longo do tempo. O modelo é respeitável por sua previsibilidade, mas pode ser considerado fraco devido à impossibilidade de ser testável ou falseável (MCCOOK, 1994).

O próximo avanço importante na compreensão da sucessão ecológica foi proporcionado por Connell e Slatyer (1977). Os autores deram ênfase às interações ecológicas, o que pode ser percebido em sua definição de comunidade: grupo de organismos que ocorrem juntos e que afetam reciprocamente suas distribuições e abundâncias. Eles construíram três diferentes modelos teóricos de mecanismos que influenciariam mudanças sucessionais após uma perturbação. No modelo de facilitação (modelo 1), a modificação anterior do ambiente pelas espécies pioneiras seria essencial para o estabelecimento e crescimento das espécies tardias. No modelo de tolerância (modelo 2), o sucesso das espécies tardias independeria da presença anterior das espécies iniciais, sendo que o estabelecimento e alcance da maturidade pelas espécies tardias ocorreriam devido a características de história de vida (p. ex., capacidade de crescer em níveis mais baixos de recursos). No modelo de inibição (modelo 3), a presença das espécies colonizadoras dificultaria ou impediria que outras espécies (tanto iniciais quanto tardias) atingissem a maturidade, sendo que alterações na comunidade aconteceriam por substituição gradual das espécies, independentemente de suas características de história de vida. Todos os modelos concordavam que certas espécies aparecem por primeiro, porque tem características de colonizadoras. Mas diferiam na causa de morte das colonizadoras iniciais e nos mecanismos que determinam como as novas espécies aparecem na sequência da sucessão. Estes três modelos descritos não consistiam em hipóteses conflitantes, mas sim em diferentes mecanismos possíveis, dependendo da circunstância (MCCOOK, 1994).

Para Connell e Slatyer (1977), um sistema é estável se ele persiste apesar das perturbações. Unindo suas ideias às de Margalef, definem dois tipos de mecanismos de estabilidade: o ajustamento e a resistência. Como as composições de espécies alcançadas podem ser bastante diferentes, o sistema teria múltiplos

pontos estáveis. A ocorrência de um estado de equilíbrio estável dependeria de uma série de fatores, como, por exemplo, se os indivíduos são mais provavelmente substituídos por um membro de sua própria ou de outra espécie. Vale ressaltar que o trabalho de Connell e Slatyer (1977) instigou a comunidade científica a buscar evidências experimentais para suas hipóteses.

3. Relacionando os dois temas ecológicos

Os dois arcabouços teóricos – “especialização vs. generalização nos sistemas de polinização” e “sucessão ecológica” – foram se consolidando de forma paralela. Até que, em 1979, Parrish e Bazzaz testaram uma hipótese em pradarias norte-americanas relacionando estas duas áreas de conhecimento. Os autores avaliaram como alguns parâmetros de nicho ligados a recursos de polinização (tempo sazonal de florescimento, espécies de visitantes florais e tempo diário de visitaç  o) se comportavam ao longo de tr  s idades sucessionais, concluindo que a especializa  o de nicho    maior em comunidades sucessionais tardias que em comunidades sucessionais iniciais. Levantaram ainda a possibilidade de que o aumento da diferencia  o de nicho ao longo da sucess  o seria uma resposta ao aumento da press  o competitiva (PARRISH; BAZZAZ, 1979).

Alguns estudos relacionando taxa de dist  rbio com grau de especializa  o foram realizados na sequ  ncia e merecem ser comentados por terem estreita rela  o com o tema, j   que comunidades sucessionais tardias podem ser consideradas mais   st  veis e comunidades sucessionais iniciais, mais perturbadas. V  zquez e Simberloff (2002) testaram a hip  tese de que dist  rbios afetam negativamente esp  cies especialistas de plantas e de polinizadores. Por  m, estes autores n  o encontraram rela  o entre grau de especializa  o e resposta da esp  cie ao dist  rbio ocasionado por pastejo. Por sua vez, Taki e Kevan (2007), avaliando como altera  es na paisagem afetam a especializa  o/generaliza  o ecol  gica em comunidades planta-polinizador, mostraram que polinizadores tendem a ser mais generalistas com a perda de h  bitat, embora esta rela  o n  o seja linear. Em contrapartida, o grau de especializa  o em plantas n  o foi afetado significativamente pela taxa de perda de habitat.

Retomando hip  teses mais intimamente relacionadas    sucess  o, Forup e Memmott (2005) utilizaram algumas m  tricas de redes de intera  o planta-polinizador como ferramentas para avaliar projetos de restaura  o ecol  gica em

pradarias da Inglaterra. Os autores relacionaram conceitos de ambas as teorias para resolver um problema prático. Eles compararam, em termos estruturais e funcionais, as comunidades de plantas e de visitantes florais entre áreas de vegetação avançada e áreas restauradas. A generalização foi a regra, sendo que todas as espécies de plantas foram visitadas por mais de uma espécie de inseto transportador de pólen. Embora as quatro pradarias tenham exibido considerável variação estrutural, elas mostraram grande similaridade com relação aos processos funcionais estudados, o que demonstrou que os projetos de restauração avaliados foram bem-sucedidos (FORUP; MEMMOTT, 2005). Reconhecendo que a polinização, dentro da perspectiva de sistemas complexos, constitui um poderoso parâmetro para julgar programas de restauração, os dois autores se uniram a outros pesquisadores e publicaram mais um trabalho, com o objetivo de avaliar a restauração das interações planta-polinizador em áreas brejosas (FORUP *et al.*, 2008).

Outro passo fundamental em direção a um maior entendimento da dinâmica das interações planta-polinizador ao longo de gradientes sucessionais foi dado por Albrecht, Riesen e Schmid (2010). Os autores analisaram se os padrões de especialização encontrados em uma cronossequência em geleiras seriam explicados pela teoria de nicho ou pela teoria de forrageamento ótimo. Suas previsões eram de que uma maior diversidade de plantas em comunidades sucessionais tardias resultaria em maior competição interespecífica e consequente redução de sobreposição de nicho e aumento de especialização em plantas; e que essa maior diversidade de recursos florais, em contrapartida, contribuiria para uma maior generalização dos polinizadores. Os autores encontraram aumento da generalização de polinizadores ao longo da cronossequência, mas nenhum efeito na especialização de plantas, corroborando a última hipótese mas refutando a primeira. E quanto à rede de interações, de modo geral, sofreu uma redução da especialização com o avanço da sucessão.

Posteriormente, Devoto e colaboradores (2012), objetivando identificar os principais determinantes da dinâmica das redes planta-polinizador ao longo de um gradiente sucessional em florestas de pinheiro no norte da Europa, avaliaram quais mudanças nas condições ambientais afetavam as interações (por alterar disponibilidade de recursos florais e/ou outros recursos para insetos). Os autores apontaram que a variação no diâmetro das árvores, a densidade de árvores e a

idade da parcela influenciaram significativamente a estrutura das redes de interação em florestas manejadas. Além disso, eles apresentaram simulações as quais demonstraram que duas estratégias alternativas em restauração (maximizando complementaridade funcional vs. redundância funcional) resultavam em distintas trajetórias sucessionais.

Considerando todo o contexto científico apresentado, esta tese se utilizou dos conhecimentos destas duas grandes linhas conceituais em Ecologia para avaliar a restauração das redes de interação planta-polinizador em sucessão inicial de Floresta Atlântica do sul do Brasil. No primeiro capítulo, duas condições de manejo – reflorestamento e regeneração natural – foram comparadas com relação à topologia das redes, e a contribuição relativa do método de restauração e de outros fatores em prever o estabelecimento das interações par-a-par foi verificada. No segundo capítulo, avaliou-se como os atributos estruturais da vegetação afetam as propriedades das redes planta-polinizador.

REFERÊNCIAS

ALBRECHT, M.; RIESEN, M.; SCHMID, B. Plant-pollinator network assembly along the chronosequence of a glacier foreland. **Oikos** v. 119, p. 1610-1624, 2010.

ARMBRUSTER, W. S. Evolutionary and ecological aspects of specialized pollination: views from the arctic to the tropics. In: WASER, N. M.; OLLERTON, J. **Plant-Pollinator Interactions: from Specialization to Generalization**. Chicago: University of Chicago Press, 2006. p. 260-282.

BASCOMPTE, J.; JORDANO, P.; MELIÁN, C. J.; OLESEN, J. M. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. **Proceedings of the National Academy of Sciences USA**, v. 100, p. 9383-9387, 2003.

CLEMENTS, F. E. Nature and structure of the climax. **The Journal of Ecology**, v. 24, n. 1, p. 252-284, 1936.

CLEMENTS, F. E. **Plant succession: an analysis of the development of vegetation**. Washington: Carnegie Institution of Washington, 1916.

CONNEL, J. H.; SLATYER, R. O. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. **The American Naturalist**, v. 111, p. 1119-1144, 1977.

COWLES, H. C. The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. **Botanical Gazette**, v. 27, p. 95-391, 1899.

DARWIN, C. **On the various contrivances by which British and foreign orchids are fertilised by insects, and on the good effect of intercrossing**. London: John Murray, 1862.

DEVOTO, M.; BAILEY, S.; CRAZE, P.; MEMMOTT, J. Understanding and planning ecological restoration of plant-pollinator networks. **Ecology Letters**, v. 15, p. 319-328, 2012.

DODSON, C. H.; DRESSLER, R. L.; HILLS, H. G.; ADAMS, R. M.; WILLIAMS, N. H. Biologically active compounds in orchid fragrances. **Science**, v. 164, p. 1243-1249, 1969.

EGLER, F. E. Vegetation Science Concepts I. Initial floristic composition, a factor in old-field vegetation development. **Vegetatio**, v. 4, p. 412-417, 1954.

EHRlich, P. R.; RAVEN, P. H. Butterflies and plants: a study in coevolution. **Evolution**, v. 18, p. 586-608, 1964.

FÆGRI, K.; VAN DER PIJL, L. **The Principles of Pollination Ecology**. Oxford: Pergamon, 1966.

FÆGRI, K.; VAN DER PIJL, L. **The Principles of Pollination Ecology**. Oxford: Pergamon, 1971.

FENSTER, C. B.; ARMBRUSTER, W. S.; WILSON, P.; THOMSON, J. D.; DUDASH, M. R. Pollination Syndromes and Floral Specialization. **Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics**, v. 35, p. 375-403, 2004.

FORUP, M. L.; HENSON, K. S. E.; CRAZE, P. G.; MEMMOTT, J. The restoration of ecological interactions: plant-pollinator networks on ancient and restored heathlands. **Journal of Applied Ecology**, v. 45, n. 3, p. 742-752, 2008.

FORUP, M. L.; MEMMOTT, J. The restoration of plant–Pollinator interactions in Hay Meadows. **Restoration Ecology**, v. 13, n. 2, p. 265-274, 2005.

GALIL, J.; EISIKOWITCH, D. 1968. On pollination ecology of *Ficus sycomorus* in East Africa. **Ecology**, v. 49, n. 2, p. 259-269.

GLEASON, H. A. The individualistic concept of the plant association. **Bulletin of the Torrey Botanical Club**, v. 53, p. 7-26, 1926.

HEITHAUS, E. R.; OPLER, P. A.; BAKER, H. G. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant-pollinator coevolution. **Ecology**, v. 55, p. 412-419, 1974.

HORN, H. S. Markovian properties of forest succession. In: CODY, M. L.; DIAMOND, J. M. **Ecology and evolution of communities**. Cambridge: Harvard University Press, 1975. p. 196-211.

HORN, H. S. The ecology of secondary succession. **Annual Review of Ecology and Systematics**, v. 5, p. 25-37, 1974.

HOWE, H. F. Constraints on the evolution of mutualisms. **The American Naturalist**, v. 123, n. 6, p. 764-777, 1984.

JANZEN, D. H. When is it coevolution? **Evolution**, v. 34, p. 611-612, 1980.

JOHNSON, S. D.; STEINER, K. E. Generalization versus specialization in plant pollination systems. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 15, n. 4, p. 140-143, 2000.

KULLENBERG, B. Studies in *Ophrys* pollination. **Zoologiska Bidrag Uppsala**, v. 34, p. 1-340, 1961.

MACIOR, L. W. Co-evolution of plants and animals – systematic insights from plant-insect interactions. **Taxon**, v. 20, n. 1, p. 17-28, 1971.

MARQUIS, R. J.; DIRZO, R. Coevolution. In: CHAZDON, R. L.; WHITMORE, T. C. **Foundations of tropical forest biology**. Classic papers with commentaries. Chicago and London: University of Chicago Press, 2002. p. 339-347.

MCCOOK, L. J. Understanding ecological community succession: causal models and theories, a review. **Vegetatio**, v. 110, p. 115-147, 1994.

MICHENEAU, C.; JOHNSON, S. D.; FAY, M. F. Orchid pollination: from Darwin to the present day. **Botanical Journal of the Linnean Society**, v. 161, p. 1-19, 2009.

MODE, C. J. A mathematical model for the co-evolution of obligate parasites and their hosts. **Evolution**, v. 12, p. 158-165, 1958.

NILSSON, L. A. Orchid Pollination Biology. **Trends in Ecology & Evolution**, v. 7, n. 8, p. 255-259, 1992.

OLLERTON, J.; KILLICK, A.; LAMBORN, E.; WATTS, S.; WHISTON, M. Multiple meanings and modes: on the many ways to be a generalist flower. **Taxon**, v. 56, n. 3, p. 717-728, 2007.

PARRISH, J. A. D.; BAZZAZ, F. A. Difference in pollination niche relationships in early and late successional plant communities. **Ecology**, v. 60, p. 597-610, 1979.

PETANIDOU, T.; KALLIMANIS, A. S.; TZANOPOULOS, J.; SGARDELIS S. P.; PANTIS, J. D. Long-term observation of a pollination network: fluctuation in species

and interactions, relative invariance of network structure and implications for estimates of specialization. **Ecology Letters**, v. 11, p. 564-575, 2008.

PICKETT, S. T. A.; CADENASSO, M. L.; MEINERS, S. J. Ever since Clements: from succession to vegetation dynamics and understanding to intervention. **Applied Vegetation Science**, v. 12, p. 9-21, 2009.

POWELL, J. A.; MACKIE, R. A. Biological interrelationships of moths and *Yucca whipplei*. **University of California Publications in Entomology**, v. 42, p. 1-59, 1966.

TAKI, H.; KEVAN, P. G. Does habitat loss affect the communities of plants and insects equally in plant–pollinator interactions? Preliminary findings. **Biodiversity and Conservation**, v. 16, p. 3147-3161, 2007.

TANSLEY, A. G. The use and abuse of vegetational concepts and terms. **Ecology**, v. 16, n. 3, p. 284-307, 1935.

THOREAU, H. D. The succession of forest trees. 1860. Disponível em: <<http://thoreau.eserver.org/foresttrees.html>>. Acesso em: 29/11/2010.

VÁZQUEZ, D. P.; AIZEN, M. A. Community-wide patterns of specialization in plant-pollinator interactions revealed by null models. In: WASER, N. M.; OLLERTON, J. **Plant-Pollinator Interactions: from Specialization to Generalization**. Chicago: University of Chicago Press, 2006. p. 200-219.

VÁZQUEZ, D. P.; SIMBERLOFF, D. Ecological specialization and susceptibility to disturbance: conjectures and refutations. **The American Naturalist**, v. 159, n. 6, p. 606-623, 2002.

WASER, N. K. Specialization and generalization in plant-pollinator interactions: a historical perspective. In: WASER, N. M.; OLLERTON, J. **Plant-Pollinator Interactions: from Specialization to Generalization**. Chicago: University of Chicago Press, 2006. p. 3-18.

WASER, N. M.; CHITTKA, L.; PRICE, M. V.; WILLIAMS, N. M.; OLLERTON, J. Generalization in pollination systems, and why it matters. **Ecology**, v. 77, n. 4, p. 1043-1060, 1996.

WESTMAN, W. E.; PEET, R. K. Whittaker (1920-1980): the man and his work. **Vegetatio**, v. 48, p. 97-122, 1982.

WHITTAKER, R. H. A criticism of the plant association and climatic climax concepts. **Northwest Science**, v. 25, p. 17-31, 1951.

CAPÍTULO 1

O método de restauração altera a topologia e a microestrutura das redes planta-polinizador? Um estudo de caso em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica

O método de restauração altera a topologia e a microestrutura das redes planta-polinizador? Um estudo de caso em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica^{*}

Resumo. Recentemente a prática da restauração ecológica tem sido avaliada em termos funcionais, pelo uso de redes de interações, por exemplo. A polinização biótica, por conferir resiliência a comunidades restauradas, é um serviço ambiental importante no direcionamento de decisões em conservação. O presente trabalho objetivou avaliar a restauração das redes de interação planta-polinizador em sucessão inicial de Floresta Atlântica do sul do Brasil, comparando duas condições de manejo (reflorestamento e regeneração natural) com relação à topologia das redes e verificando a contribuição relativa do manejo e outros fatores (distância geográfica, composição florística, composição faunística, abundância temporal de flores e insetos e acoplamento fenológico planta-polinizador) em prever o estabelecimento das interações par-a-par. Foram selecionadas seis parcelas em áreas de reflorestamento e seis em áreas de regeneração natural. O levantamento dos visitantes florais e das plantas visitadas por inseto foi realizado mensalmente, nas doze parcelas amostrais, de setembro/2009 a abril/2011. As flores foram contabilizadas durante três meses, na estação do verão. As propriedades de rede (diversidade de interações, equitatividade de interações, especialização de rede, conectância, modularidade e aninhamento) foram comparadas entre as duas condições de manejo por meio de teste t. A contribuição relativa dos preditores da microestrutura da rede foi analisada através de modelagem de equação estrutural. Contrariamente ao esperado, as propriedades de rede foram semelhantes nas parcelas em distintas condições de manejo, e a dinâmica das interações par-a-par entre plantas e polinizadores não foi explicada pelo método de restauração, provavelmente devido às condições iniciais das áreas, tempo de abandono

^{*} Artigo organizado parcialmente de acordo com as normas da revista Ecology.

insuficiente e/ou grande variabilidade espacial em pequena escala. O acoplamento fenológico, por explicar mais da metade da microestrutura da rede, foi considerado o melhor preditor das interações, sendo seguido por abundância temporal e composição florística. A distância geográfica entre parcelas teve efeito fraco no estabelecimento das interações planta-polinizador, mediado pela composição florística, e a composição faunística não exerceu influência na microestrutura da rede. A elevada habilidade preditiva do acoplamento fenológico foi atribuída ao forte *turnover* sazonal em florestas tropicais e à existência de flores restritivas e visitantes florais especializados na área de estudo, sendo um fator importante no cenário atual de impactos ambientais. Concluiu-se que as diferenças entre condições de manejo foram tão sutis em áreas jovens a ponto de não serem evidentes no nível de interações planta-polinizador, mas destacou-se a necessidade de estudos em áreas sucessionais mais avançadas.

Palavras-chave: abundância; acoplamento fenológico; floresta ombrófila densa; *hotspot*; interações; métricas de rede; polinização; reflorestamento; regeneração natural; sem.

INTRODUÇÃO

Nos últimos anos, a avaliação da restauração ecológica tem mudado do foco estrutural para o funcional (Devoto et al. 2012). As redes de interações mutualísticas passaram a ser utilizadas como um indicativo da conservação da biodiversidade e dos serviços de polinização (Forup and Memmott 2005, Kaiser-Bunbury et al. 2010, Tylianakis et al. 2010, Williams 2011, Devoto et al. 2012).

A polinização biótica é de grande importância para conferir resiliência às comunidades vegetais restauradas (Menz et al. 2011), já que cerca de 90% das angiospermas depende de animais, especialmente insetos, para sua reprodução (Kearns et al. 1998). Sabe-se que o sucesso da polinização se relaciona com a diversidade de polinizadores (Klein et al. 2008) e

que alguns insetos são capazes de recolonizar rapidamente habitats degradados apenas com esforços moderados de conservação (Exeler et al. 2009, Lomov et al. 2010), dependendo de características de sua história de vida (Menz et al. 2011). Porém, pouco se conhece sobre as diferenças em tempo de resposta ao distúrbio entre plantas e polinizadores, sendo que avanços na compreensão do que ocorre com as interações planta-polinizador ao longo da trajetória sucessional podem contribuir para o direcionamento das práticas de restauração ecológica (Devoto et al. 2012). Adicionalmente, entender os mecanismos que determinam a dinâmica das interações par-a-par pode contribuir para a tomada de decisões em conservação (Kaiser-Bunbury et al. submetido).

A avaliação de propriedades complexas, tais como estabilidade de redes ecológicas, requer o monitoramento de um conjunto de métricas (Tylianakis et al. 2010), sendo algumas mais amplamente usadas que outras, tais como diversidade de interações, equitatividade de interações, especialização de rede, conectância, modularidade e aninhamento (Albrecht et al. 2007, Tylianakis et al. 2007, Heleno et al. 2010, Albrecht et al. 2010, Tylianakis et al. 2010, Devoto et al. 2012). A diversidade de interações é uma medida análoga à diversidade de espécies, de tal modo que, no cálculo do índice, as interações ocorrendo em diferentes frequências são tratadas da mesma forma que as espécies ocorrendo em diferentes abundâncias (Devoto et al. 2012). A equitatividade de interações mede o quão bem distribuídas estão as interações em termos de frequência. Ambas as métricas são calculadas aplicando-se o índice de diversidade de Shannon, considerado um método adequado em incorporar a natureza quantitativa das interações (Bersier et al. 2002). Estas duas métricas são normalmente associadas com estabilidade da comunidade, devido ao incremento na taxa de processos ecossistêmicos (Tylianakis et al. 2010), sendo que maiores valores de diversidade e equitatividade de interações tendem a ocorrer em habitats menos perturbados (Albrecht et al. 2007, Tylianakis et al. 2007) e mais antigos (Albrecht et al. 2010, Devoto et al. 2012). A

especialização de rede vem sendo mensurada nos últimos anos principalmente pelo índice H_2' (Blüthgen et al. 2006, Schleuning et al. 2012). Calculado para matrizes quantitativas e matematicamente derivado da entropia de Shannon, este índice tem relação com os desvios das frequências de interação observadas para cada espécie em relação ao esperado se elas interagissem em proporção à disponibilidade de parceiros mutualísticos. Por este motivo, está associado ao nível de seletividade das espécies na rede, e não ao grau das mesmas, e, portanto, não reflete diretamente a especialização fenotípica do sistema. A especialização de rede parece ser uma medida promissora, embora haja divergências na literatura sobre como a especialização se comporta ao longo da sucessão. Enquanto alguns estudos demonstraram que a especialização de nicho é maior em áreas sucessionais mais avançadas (Parrish and Bazzaz 1979) e que polinizadores se tornam mais generalistas com a perda de habitat (Taki and Kevan 2007), houve declínio na especialização de rede ao longo de uma cronossequência em sucessão primária (Albrecht et al. 2010). Este resultado pode ser consequência da relação negativa da diversidade e equitatividade de interações com o índice H_2' (J. M. T. de Souza, dados não publicados). Por sua vez, a conectância consiste no número observado de interações dividido pelo número possível de interações (Jordano et al. 2006). Por ser uma das primeiras métricas em estudos de redes mutualísticas (Jordano 1987), a conectância vem sendo bastante empregada. Sua aplicação em estudos de conservação baseia-se na ideia de que uma maior riqueza de interações padronizada pelo tamanho da rede implica em redundância ecológica, o que pode estabilizar a taxa de processos ecossistêmicos ao longo do tempo (Tylianakis et al. 2010) em comunidades mais maduras. O relacionamento negativo entre conectância e degradação ecológica, generalizado muitas vezes na literatura, foi recentemente questionado por apresentar divergências em estudos empíricos e ser específico ao contexto (Heleno et al. 2012). Porém, a conectância ainda é destacada como um fator-chave de controle da resiliência (Encinas-Viso et al. 2012). A modularidade é encontrada em

redes formadas por grupos de espécies, as quais interagem fortemente entre si, mas fracamente com espécies pertencentes a outros grupos (Olesen et al. 2007). Esta métrica pode estar relacionada com características sucessionais, pois aparentemente a modularidade aumenta em comunidades mais especializadas (Tylianakis et al. 2007) e de menor diversidade (Lewinsohn et al. 2006). Por outro lado, o aninhamento organiza a comunidade de um modo altamente assimétrico, com espécies especialistas interagindo quase exclusivamente com generalistas. Além disso, redes aninhadas são altamente coesivas, ou seja, as espécies de planta e de animal mais generalistas interagem entre si gerando um núcleo denso de interações ao qual o restante da comunidade é conectado (Bascompte et al. 2003). Sendo assim, o aninhamento indica o nível de assimetria de especialização nas redes de interação e reflete a proporção de generalistas que as constituem. Esta métrica tem sido amplamente empregada no contexto da conservação, pois se presume que uma estrutura aninhada atenua extinções secundárias ou flutuações temporais na abundância de polinizadores especialistas (Tylianakis et al. 2010) e que o aninhamento é mais acentuado em comunidades com alta diversidade (Lewinsohn et al. 2006) e estabilidade (Encinas-Viso et al. 2012).

Como se espera que o reflorestamento promova uma recobertura de áreas perturbadas com espécies locais e que, assim, acelere o processo de sucessão ecológica (Leitão et al. 2010), é possível pensar que, para uma mesma idade e tipo de solo, as áreas reflorestadas se encontrem em um estágio mais avançado de sucessão ecológica que as áreas em regeneração natural. Se isto for verdade, é esperado que as diferenças se reflitam nas métricas de rede acima descritas. No entanto, a caracterização das redes baseada puramente em topologia nem sempre fornece resultados suficientes à conservação (Tylianakis et al. 2010) e, para alguns projetos de restauração, o restabelecimento das interações originais é igualmente importante (Menz et al. 2011). Deste modo, avaliar o efeito do método de restauração na dinâmica das interações par-a-par torna-se necessário, levando em conta que esta dinâmica pode ser

influenciada pela composição de espécies na comunidade (Kaiser-Bunbury et al. submetido), pela distribuição de abundância das espécies (Vázquez et al. 2009b, Verdú and Valiente-Banuet 2011, Kaiser-Bunbury et al. submetido), pelo acoplamento fenológico (Vázquez et al. 2009b, Olesen et al. 2011, Encinas-Viso et al. 2012), pela sobreposição de habitat (Jordano et al. 2006), pela correspondência morfológica entre parceiros mutualísticos (Stang et al. 2009, Santamaría and Rodríguez-Gironés 2007) e pelo relacionamento filogenético (Verdú and Valiente-Banuet 2011). O método de restauração, por alterar a distribuição inicial das espécies pioneiras, pode então afetar os fatores mencionados e influenciar indiretamente a microestrutura da rede.

Neste sentido, o presente trabalho avaliou a restauração das redes de interação planta-polinizador em sucessão inicial de Floresta Atlântica, uma das áreas globais prioritárias para conservação (Myers et al. 2000). Foram dois os objetivos principais: (1) avaliar duas condições de manejo (reflorestamento e regeneração natural) com relação à topologia das redes e (2) verificar a contribuição relativa do manejo e de outros fatores em prever o estabelecimento das interações par-a-par. Em relação ao primeiro objetivo, esperou-se que áreas de reflorestamento quando comparadas às de regeneração natural apresentassem maior diversidade e equitatividade de interações, menor especialização de rede, maior conectância, menor modularidade e maior aninhamento. Em relação ao segundo objetivo, buscou-se compreender, por meio de modelagem de equação estrutural, como manejo, distância geográfica, composição florística, composição faunística, abundância temporal de flores e insetos e acoplamento fenológico planta-polinizador afetavam a dinâmica das interações par-a-par em doze redes de polinização altamente resolvidas. Pelo nosso conhecimento, a avaliação do efeito do método de restauração em prever a microestrutura da rede é inédita.

MATERIAL E MÉTODOS

Área de estudo

A amostragem foi realizada na Reserva Natural Rio Cachoeira (RNRC) e na Reserva Natural Morro da Mina (RNMM), localizadas no município de Antonina, litoral norte do Paraná, e inseridas na Área de Proteção Ambiental (APA) de Guaraqueçaba, unidade de conservação federal que compreende o maior remanescente de Floresta Atlântica Brasileira. A RNRC ocupa uma área total de 8600 hectares, e a RNMM, 3300 hectares, sendo ambas as reservas pertencentes à Sociedade de Pesquisa em Vida Selvagem e Educação Ambiental (SPVS).

A região apresenta clima Cfa, subtropical úmido com verões quentes, conforme classificação de Köppen (IPARDES 2001). Durante o período de amostragem (setembro/2009 a abril/2011), a temperatura média em Antonina foi de 21,6 °C (média das máximas de 33 °C e média das mínimas de 12,2 °C), a precipitação média mensal foi de 292,3 mm (variando de 76,2 em fevereiro/2011 a 722,8 em janeiro/2010) e a umidade relativa do ar média foi de 91,7% (dados cedidos por SIMEPAR).

O desmatamento da região teve início no período colonial, com a exportação de madeira em larga escala (Ferretti and Britez 2006). Mais recentemente, estas terras foram utilizadas para agricultura e criação de búfalos, o que modificou drasticamente o habitat (Leitão et al. 2010). A maior degradação é encontrada em planícies aluviais e encostas, áreas mais acessíveis e adequadas às referidas atividades (Ferretti and Britez 2006). A fim de recuperar as áreas de pastagens abandonadas, monitorar o sequestro de carbono e contribuir para a conservação da Floresta Atlântica, um projeto de restauração ecológica foi implementado no litoral do Paraná em 1999 (Ferretti and Britez 2006). Foram selecionadas áreas para plantio mecânico, plantio manual direto, plantio por estacas e regeneração natural assistida, baseando-se nos critérios de acesso às áreas, declividade do terreno, tipo de solo,

presença de cursos d'água, grau de umidade do solo, ocorrência de gramíneas exóticas e regeneração natural pré-existente (Ferretti and Britez 2005). As espécies nativas utilizadas no reflorestamento foram principalmente pioneiras (Ferretti and Britez 2006), já que a matriz da paisagem, diferentemente da maioria das áreas restauradas, é considerada florestal (Kauano et al. 2012) e, deste modo, as matas conservadas do entorno contribuem fortemente com propágulos de espécies não-pioneiras (Cheung et al. 2010). Presume-se que as espécies pioneiras plantadas, por proporcionarem maior sombreamento e mortalidade de gramíneas exóticas, tenham propiciado o estabelecimento de indivíduos regenerantes e acelerado o processo de sucessão ecológica.

Amostragem

Nas duas reservas foram selecionadas ao todo doze parcelas de 14 metros de raio nas duas condições de manejo: seis parcelas em áreas de regeneração natural e seis em áreas de reflorestamento (ver coordenadas geográficas no Apêndice A). A seleção foi feita com base nos critérios de disponibilidade de réplicas suficientes, acessibilidade em tempo hábil à realização da coleta e viabilidade para registro de interações. As áreas enquadravam-se como Floresta Ombrófila Densa de Terras Baixas (IBGE 1992), foram homogêneas quanto ao tipo de solo (todas em Gleissolo) e apresentavam entre quatro e seis anos de idade no início do levantamento (de acordo com o tempo decorrido desde o abandono da pastagem). A ocorrência de epífitas foi rara em todas elas, o que confirma sua condição sucessional inicial. A distância entre parcelas foi registrada em metros (Apêndice B), com auxílio do Sistema de Informação Geográfica.

O levantamento dos visitantes florais em cada parcela amostral bem como das espécies de plantas visitadas por inseto foi realizado mensalmente, de setembro/2009 a abril/2011, totalizando 20 meses. Os insetos foram capturados no estrato compreendido entre

5 cm e 7 m acima do solo, com o auxílio de redes entomológicas e de escadas (no caso das árvores com altura superior a 2 m). Apesar de alguns insetos coletados não serem polinívoros tampouco nectarívoros, eles foram considerados visitantes florais nas redes de interação por terem tocado as anteras e/ou estigma das flores no momento anterior à captura. As observações focais foram realizadas das 7h às 18h, em repetições de 20 minutos esparsas ao longo do dia, buscando abranger a flutuação diária de visitantes florais. Cada espécie de planta florida / parcela / mês foi monitorada em períodos distintos do dia durante aproximadamente duas horas. Totalizou-se em torno de 1600 horas de observação focal no conjunto de parcelas e meses. As interações planta-polinizador foram registradas para a comunidade como um todo, exceto formigas, hemípteros, lianas inacessíveis, epífitas e árvores com altura superior a 7 m (um indivíduo de *Syagrus rommanzoffiana* em parcela de reflorestamento e três em parcela de regeneração natural, dois indivíduos de *Cecropia glaziovii* em parcela de reflorestamento, e um indivíduo de *Cecropia pachystachya* em parcela de regeneração natural).

As plantas foram identificadas por comparação a coleções de referência e com o auxílio de especialistas (ver Agradecimentos). Os insetos foram identificados até o menor nível taxonômico possível, utilizando chaves disponíveis na literatura, fazendo comparação com coleções de referência e ainda contando com o auxílio de especialistas nos diferentes grupos (ver Agradecimentos). O material-testemunha foi depositado no Herbário do Departamento de Botânica da Universidade Federal do Paraná (UPCB) e na coleção de Entomologia Pe. Jesus Santiago Moure, do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná.

A contagem das flores das espécies vegetais visitadas por inseto foi realizada mensalmente em cada parcela amostral durante três meses, no período entre dezembro/2009 e março/2010 (correspondente ao verão), em datas próximas às observações focais. Esta

contagem foi restrita a três meses por questões logísticas, sendo que o período de amostragem foi escolhido por compreender o período de floração da maior parte das espécies. De fato, do total de espécies de plantas que receberam visita de inseto (76, ver Resultados), 47% tiveram suas flores contabilizadas neste período. A densidade de flores é considerada a medida de abundância mais adequada na perspectiva dos visitantes florais em comparação à densidade de indivíduos floridos e à densidade polínica, pois evita as grandes variações em termos de número de flores por indivíduo e focaliza na flor como unidade de recurso tanto para pólen quando para néctar (Vázquez et al. 2009b). A abundância de flores (ou inflorescências, caso a inflorescência seja a unidade de polinização, ou seja, a visita do inseto tenha ocorrido na inflorescência como um todo e não em suas flores isoladamente) foi obtida de quatro modos distintos:

1. Para espécies com abundância reduzida de flores, foi realizado um censo, ou seja, contagem de todas as flores presentes na parcela de 14 m de raio (64% das espécies);
2. Para espécies com flores organizadas em inflorescências, cujas flores eram visitadas uma a uma (não ocorrendo visita na inflorescência como um todo), foi feita uma estimativa do número de flores a partir do número de inflorescências, ou seja, multiplicação do número médio de flores/inflorescência (a partir de três inflorescências) pelo número de inflorescências (3% das espécies);
3. Para espécies herbáceas com distribuição agregada e flores isoladas, foi realizada uma estimativa a partir da medição das touceiras e da contagem de flores em três quadrantes de 30 x 30 cm cada (14% das espécies);
4. Para espécies arbustivas e arbóreas com flores isoladas, foi realizada uma estimativa de flores por árvore a partir da medição da copa das árvores (diâmetro maior, diâmetro menor e altura da copa) (19% das espécies). Foi feita a contagem de flores em um quadrante de 30 x

30 cm e este número de flores foi extrapolado para toda a copa, utilizando a fórmula da área de um elipsoide:

$$N_f \approx 4\pi \left(\frac{a^p b^p + a^p c^p + b^p c^p}{3} \right)^{1/p},$$

onde $p \approx 1,6075$, a = raio resultante da medida do diâmetro maior da copa, b = raio resultante da medida do diâmetro menor da copa e c = raio resultante da medida da altura da copa.

Embora a frequência de visitação floral (número total de visitas feitas por uma dada espécie de inseto) não seja uma medida independente da rede de interações observadas, ela foi utilizada como uma estimativa da abundância dos insetos (como em Vázquez et al. 2007) em cada parcela-mês. Sendo assim, a frequência de visitação floral será algumas vezes referida no restante do texto pelo termo abundância.

Análise de dados

Comparação das propriedades de rede entre condições de manejo. – A partir das interações observadas, foram construídas matrizes de interação quantitativas para cada parcela, sendo calculadas as seguintes métricas de rede: diversidade de interações (diversidade de Shannon de interações), equitatividade de interações (equitatividade de Shannon de interações), especialização de rede (medida da amplitude de nicho na rede), conectância (medida relacionada à redundância da rede), modularidade (medida que envolve a existência de compartimentos de espécies altamente conectadas entre si) e aninhamento (medida do nível de assimetria e da proporção de generalistas na rede).

Diversidade de interações (DI), equitatividade de interações (EI), especialização de rede (H_2') e conectância (C) foram calculados utilizando os pacotes *bipartite* (Dormann and Gruber 2012) e *ecolnet* (cedido por D. Vázquez) do programa R 2.15.1 (R Development Core Team 2012). Os valores observados de diversidade de interações, equitatividade de interações

e especialização de rede foram comparados com os respectivos valores obtidos em 1000 aleatorizações de um modelo nulo cuja probabilidade de preenchimento da célula é proporcional à frequência de interação de ambos os parceiros mutualísticos (Vázquez and Aizen 2003). Neste modelo nulo, espécies que interagem mais abundantemente apresentam maior número esperado de interações. A conectância observada foi comparada com a conectância obtida em 1000 aleatorizações de um modelo nulo cuja probabilidade de interação é proporcional ao grau dos parceiros mutualísticos (Bascompte et al. 2003).

A modularidade (M) foi calculada no programa *Netcarto* (Guimerà and Amaral 2005a,b) que, apesar de utilizar um algoritmo para redes unipartidas, é amplamente usado com redes mutualísticas (Martín-González et al. 2012) e apresenta resultados tão satisfatórios quanto algoritmos para redes bipartidas, quando a conectância é baixa (Thébault 2013). Este algoritmo divide a rede em compartimentos e mede o quanto a conectividade dentro dos compartimentos é maior que aquela entre compartimentos. Para cada uma das redes, o cálculo da modularidade foi repetido dez vezes, com *seeds* distintos, sendo que apenas o máximo valor de modularidade foi utilizado nos cálculos subsequentes (como em Fortuna et al. 2010). A significância dos valores de modularidade de cada uma das redes foi obtida por comparação aos valores de modularidade gerados a partir de 35 matrizes aleatórias que mantiveram a distribuição de grau da matriz original (Guimerà et al. 2007).

O aninhamento ($NODF$) foi calculado no programa *ANINHADO* versão 3.0 (Guimarães and Guimarães 2006, Almeida-Neto et al. 2008). O aninhamento observado foi comparado com o aninhamento obtido em 1000 aleatorizações de um modelo nulo cuja probabilidade de ocorrer interação é proporcional ao grau de generalização de ambas as espécies envolvidas (tipo CE em *ANINHADO*).

A fim de evitar que as comparações entre redes fossem tendenciadas pelas diferenças de tamanho, preenchimento e formato da matriz, todas as métricas foram padronizadas do

seguinte modo: $\Delta MR = MR_{obs} - MR_{aleat}$ (onde: MR_{obs} = métrica de rede observada; MR_{aleat} = média das métricas obtidas das matrizes aleatórias). Apenas para aninhamento, o valor final da padronização foi dividido por 100, para que os valores finais ficassem entre 0 e 1. Padronizações semelhantes foram utilizadas em diversos trabalhos (e.g., Santamaría and Rodríguez-Gironés 2007, Schleuning et al. 2012, Trojelsgaard and Olesen 2013).

Como não houve autocorrelação espacial nas propriedades de rede (Mantel: $r = -0,12$, $P > 0,05$), foi possível testar suas variações sem incorporar o fator espacial nas análises. Para avaliar se o manejo afeta a rede de interações, foram realizados testes t usando as métricas de rede padronizadas como variáveis dependentes e o tipo de manejo (reflorestamento vs. regeneração natural) como fator. Apenas os valores das métricas distintos do acaso (ver Apêndice C) foram incorporados nestas análises.

Determinantes da dinâmica de interações par-a-par. – Para testar o efeito de manejo, distância geográfica, composição florística, composição faunística, acoplamento fenológico e abundância no estabelecimento de interações em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica, foram construídas dez matrizes de dissimilaridade (matrizes triangulares de 12 x 12), como descrito a seguir.

- Manejo – Uma matriz de distância foi construída entre as doze parcelas amostrais com base no tipo de manejo (regeneração natural ou reflorestamento).
- Distância geográfica – As distâncias em metros entre os pares de parcelas amostrais foram utilizadas para gerar esta matriz.
- Composição florística – Duas matrizes de dissimilaridade com base na presença-ausência das espécies de plantas floridas foram originadas, por meio do coeficiente de Bray-Curtis: uma com os dados do período total de levantamento e outra com os dados do período quando a contagem de flores foi realizada (três meses).

- Composição faunística – Duas matrizes de dissimilaridade com base na presença-ausência das espécies de visitantes florais foram originadas, por meio do coeficiente de Bray-Curtis: uma com os dados do período total de levantamento e outra com os dados de três meses.
- Abundância temporal – Matrizes mensais contendo número de flores de cada espécie vegetal foram multiplicadas por matrizes mensais de frequência de visitação de insetos, gerando matrizes de probabilidade de interações preditas pela abundância temporal para cada uma das parcelas. Estas matrizes foram construídas com os dados de três meses. Elas indicam que quanto maior a abundância de plantas floridas e visitantes florais, maior a frequência de interação entre eles. Cada uma das matrizes foi transformada em um vetor, sendo que os vetores foram colocados lado a lado para gerar uma única matriz probabilística contendo as unidades amostrais nas linhas e as interações nas colunas. Então, esta matriz foi convertida em uma matriz de dissimilaridade entre unidades amostrais, por meio do coeficiente de Bray-Curtis.
- Acoplamento fenológico – Matrizes mensais de presença-ausência das espécies de plantas foram multiplicadas por matrizes mensais de presença-ausência dos visitantes florais, gerando, para cada uma das parcelas, matrizes de probabilidade de interações preditas unicamente pela coocorrência temporal plantas-insetos. Estas matrizes foram construídas com os dados de vinte meses. Elas informam sobre o acoplamento fenológico ao longo do período total de levantamento, indicando que quanto maior a sobreposição temporal entre plantas e insetos, maior a frequência de interação entre eles. O acoplamento fenológico indica somente a coocorrência temporal ao longo dos meses de amostragem, não tendo sido coletada informação de intensidade da floração nas populações. Com cada uma das matrizes fez-se o mesmo procedimento de vetorização descrito acima, para gerar a matriz

probabilística que, através de Bray-Curtis, foi transformada em uma matriz de dissimilaridade.

- Interações observadas – Duas matrizes de interações observadas foram utilizadas nas análises: uma com os dados do período total de levantamento e outra com os dados do período referente à contagem de flores (três meses). As matrizes por parcela foram vetorizadas da mesma forma que as matrizes probabilísticas para que pudessem ser geradas, por meio de Bray-Curtis, matrizes de dissimilaridade entre parcelas amostrais em termos de interações observadas.

O relacionamento de causa-efeito entre as matrizes de dissimilaridade foi avaliado por meio de modelagem de equação estrutural (SEM). Este método é adequado para tratar de questões que envolvem fatores múltiplos controlando uma série de variáveis, em esquemas causais complexos. SEM é usada para testar o ajuste de dados empíricos a hipóteses causais *a priori* sobre o funcionamento de um sistema (Grace and Pugsek 1997). Envolve os passos apresentados abaixo (Vile et al. 2006):

1. Descrição dos padrões empíricos por correlação de Mantel. Para descrever o relacionamento entre as variáveis preditoras e as interações observadas, as matrizes de dissimilaridade de igual período de amostragem foram comparadas par a par por meio de correlações de Mantel, usando o coeficiente de Spearman, no pacote *vegan* (Oksanen et al. 2012) do programa R 2.15.1 (R Development Core Team 2012). O nível de significância foi corrigido por Bonferroni, tornando-se $\alpha = 0,0033$.

2. Proposta de estrutura teórica com relacionamentos diretos e indiretos entre variáveis. A hipótese é que a matriz de interações observadas é explicada pelas matrizes probabilísticas de abundância temporal e acoplamento fenológico, assim como pelas matrizes de composição florística e faunística (estas sendo um indicativo de que algumas espécies tendem a interagir mais que outras, possivelmente por coocorrerem espacialmente e terem

complementaridade morfológica) (como em Vázquez et al. 2009b, Kaiser-Bunbury et al. submetido). Em função disto, foi esperado que quanto maior a distância entre unidades amostrais, menor seria a similaridade em composição de espécies vegetais e animais, em disponibilidade de recursos florais, em abundância de insetos e no acoplamento fenológico plantas-insetos. As condições de manejo possivelmente também afetem as interações observadas, pois o reflorestamento, por interferir na composição de espécies de plantas e na distribuição de abundância da comunidade vegetal, deve afetar as condições ecológicas proporcionadas aos visitantes florais. Sendo assim, afetaria a composição florística, a composição faunística, a disponibilidade de recursos florais, a abundância de insetos e o acoplamento fenológico plantas-insetos. Por isso, a distância geográfica e o manejo foram considerados variáveis preditoras nos quatro modelos, afetando diretamente a composição florística, a composição faunística, a abundância temporal e o acoplamento fenológico, e indiretamente as interações observadas. Além disso, presumiu-se que a composição florística afetaria a composição faunística (como em Kaiser-Bunbury et al. submetido). Desta forma, foram propostos inicialmente quatro modelos de estrutura dos relacionamentos causa-efeito entre as variáveis (Fig. 2), buscando atender o pressuposto que os modelos não fossem saturados. Foram construídos modelos utilizando os dados coletados em duas janelas temporais de amostragem, já que a informação da abundância de flores foi coletada durante um período restrito (três meses), mas compreende um componente importante das predições, e, por outro lado, a informação do acoplamento fenológico abrange o período total de amostragem. Os modelos A e B são referentes ao período total de levantamento e os modelos C e D são referentes aos três meses de amostragem da abundância de flores, compreendendo, assim, um recorte dos dados totais (Fig. 2). As matrizes de interações observadas respeitaram estas duas janelas temporais.

3. Teste dos modelos propostos. Com os modelos definidos, o próximo passo é estimar os coeficientes de via. Os coeficientes de via são análogos a coeficientes de regressão estandardizados (de 0 a 1) e indicam o grau de mudança (em quantidade de desvios padrões) na variável dependente que é esperado da mudança em uma unidade na variável independente, mantendo estatisticamente constante o efeito de outras variáveis independentes (Mitchell 1993). Ou seja, os coeficientes de via representam o tamanho do efeito de uma dada variável independente sobre uma variável dependente (Hatcher 1994). Posteriormente, o grau de ajuste entre as correlações esperadas e observadas, ou seja, entre modelo e grupo de dados, é obtido por meio de um teste de aderência por qui-quadrado. A ausência de diferença significativa entre as correlações observadas e esperadas ($P > 0,05$) indica que o modelo se ajusta aos dados. Uma vez que não haja rejeição do modelo e que ele seja considerado biológica e ecologicamente plausível, as estimativas de parâmetro podem ser utilizadas para estudar tanto efeitos diretos quanto indiretos de uma variável sobre a outra. A significância das estimativas de parâmetro é comumente testada pela estatística z (Grace and Keeley 2006, Vile et al. 2006).

A comparação entre os quatro modelos visou responder às seguintes questões:

- 1) A composição florística e faunística explicam semelhantemente as interações observadas tanto em três meses quanto em vinte meses de amostragem? Neste caso, os modelos A e C apresentariam ajuste similar aos dados e valores semelhantes de R^2 . Isto indicaria que, na área de estudo, as informações referentes a três meses de amostragem no período do verão são suficientes para fazer inferências sobre períodos mais longos de amostragem com relação aos fatores influenciando o estabelecimento de interações.
- 2) As interações observadas são melhor explicadas pelo acoplamento fenológico que pela composição florística e faunística? Neste caso, o modelo B teria um R^2 maior, além de apresentar maior ajuste aos dados que o modelo A. Isto indicaria que não é somente a

similaridade em ocorrência de plantas e de insetos (informação embutida na matriz probabilística de acoplamento fenológico) que afeta a similaridade nas interações observadas entre parcelas, mas sim a maior sobreposição temporal entre pares de espécies. Assim sendo, quanto maior a coocorrência temporal de uma espécie de planta e de uma espécie de inseto em determinada área, maior seria a frequência de interações entre ambas as espécies.

3) As interações observadas são melhor explicadas pela abundância temporal que pela composição florística e faunística? Neste caso, o modelo D teria um R^2 maior, além de apresentar maior ajuste aos dados que o modelo C. Isto indicaria que não é somente a similaridade em ocorrência de plantas e de insetos (informação embutida na matriz probabilística de abundância temporal) que afeta a similaridade nas interações observadas entre parcelas, mas sim o número de flores e de insetos ao longo do tempo. Assim sendo, quanto maior a abundância de flores de determinada espécie vegetal e de visitantes florais de determinada espécie animal em uma dada área, maior seria a frequência de interações entre ambas as espécies.

4) As interações observadas são melhor explicadas pela abundância temporal que pelo acoplamento fenológico? Neste caso, o modelo D teria um R^2 maior, além de apresentar melhor ajuste aos dados que o modelo B. Isso poderia indicar que fatores neutros, tais como abundância, teriam um efeito maior no estabelecimento das interações que o acoplamento fenológico ao longo de 20 meses de amostragem, embora tenham sido usadas janelas temporais diferentes para cada modelo.

A partir dos modelos completos (Fig. 1), foram gerados modelos mais parcimoniosos com a retirada dos parâmetros que apresentavam coeficientes não-significativos de valor pequeno (Maestre et al. 2010). A seleção dos modelos que melhor representaram os dados foi feita pelo Critério de Informação de Akaike (AIC).

A modelagem de equação estrutural foi realizada no pacote *sem* (Fox et al. 2012) do programa R 2.15.1 (R Development Core Team 2012).

RESULTADOS

No conjunto das parcelas amostrais, foram registradas 1371 interações em 3691 visitas: 1753 em regeneração natural e 1938 em reflorestamento (Fig. 1). Das 90 espécies de plantas monitoradas, 76 receberam visitas de inseto (Apêndice D). Dentre os insetos, foram coletadas 509 espécies (Apêndice E).

Comparação das propriedades de rede entre condições de manejo

As parcelas em distintas condições de manejo apresentaram valores semelhantes de todas as métricas de rede avaliadas: diversidade de interações (regeneração natural [RN] - média \pm desvio padrão: $-0,6659 \pm 0,1747$; reflorestamento [RF] - média \pm desvio padrão: $-0,7186 \pm 0,1594$; $t = -0,55$, $gl = 10$, $P > 0,05$), equitatividade de interações (RN: $-0,0604 \pm 0,0237$; RF: $-0,0632 \pm 0,0203$; $t = -0,22$, $gl = 10$, $P > 0,05$), especialização de rede (RN: $0,4026 \pm 0,1132$; RF: $0,3766 \pm 0,0554$; $t = -0,51$, $gl = 10$, $P > 0,05$), conectância (RN: $0,0041 \pm 0,0020$; RF: $0,0053 \pm 0,0025$; $t = 0,94$, $gl = 10$, $P > 0,05$), modularidade (RN: $0,0387 \pm 0,0156$; RF: $0,0313 \pm 0,0120$; $t = -0,92$, $gl = 10$, $P > 0,05$) e aninhamento (RN: $0,0346 \pm 0,0220$; RF: $0,0437 \pm 0,0202$; $t = 0,61$, $gl = 6$, $P > 0,05$).

Determinantes da dinâmica de interações par-a-par

Com os dados do período total de amostragem, a arquitetura observada de interações foi correlacionada com todas as variáveis (Tabela 1), inclusive manejo e distância geográfica, com destaque para a forte correlação com a matriz probabilística de acoplamento fenológico ($r = 0,80$). O acoplamento fenológico e a composição florística foram também

correlacionados com a distância geográfica. O acoplamento fenológico foi altamente correlacionado com a composição florística e a composição faunística, as quais foram também correlacionadas entre si.

Com os dados de três meses de amostragem, houve menor número de correlações significativas (Tabela 2). A arquitetura observada de interações foi correlacionada significativamente com a composição de espécies vegetais e animais e mais fortemente com a matriz probabilística de abundância temporal ($r = 53$). Esta, por sua vez, foi também correlacionada com a composição florística e a composição faunística.

Os modelos hipotéticos (Fig. 2) foram satisfatoriamente ajustados aos dados (A: $\chi^2 = 2,00$, $P = 0,57$; B: $\chi^2 = 1,87$, $P = 0,60$; C: $\chi^2 = 0,44$, $P = 0,93$; D: $\chi^2 = 0,50$, $P = 0,92$), porém apresentaram muitas vias não significativas. Sendo assim, foram modificados pela remoção, passo a passo, de parte das vias não significativas até que fossem encontrados modelos com menores valores de AIC. A variável exógena manejo não foi relacionada a nenhuma variável endógena dos modelos propostos, sendo, portanto, removida de todos os modelos subsequentes. A variável composição faunística também foi retirada, pelo mesmo motivo.

Como o suporte dos quatro modelos resultantes foi semelhante (A_{modif} : AIC = 10,067; B_{modif} : AIC = 10,178; C_{modif} : AIC = 10,023; D_{modif} : AIC = 10,001), todos eles foram apresentados (Fig. 3). Quanto aos modelos relativos ao período total de amostragem, o modelo A modificado ($\chi^2 = 0,07$, $P = 0,80$) apresentou menor poder de explicação das interações observadas que o modelo B modificado ($\chi^2 = 0,18$, $P = 0,67$) (Fig. 3A e 3B). No primeiro (Fig. 3A), 43% da arquitetura de interações observadas foi explicada diretamente pela composição florística e indiretamente pela distância geográfica entre as unidades amostrais. No segundo (Fig. 3B), o acoplamento fenológico explicou 64% da dinâmica de interações par-a-par, sem haver qualquer efeito indireto da distância geográfica.

O modelo C modificado ($\chi^2 = 0,02$, $P = 0,88$) explicou somente 17% da variância observada dos padrões de interações durante três meses de amostragem, além de não apresentar nenhum parâmetro significativo (Fig. 3C), enquanto o modelo D modificado ($\chi^2 = 0,0006$, $P = 0,98$) explicou 28% (Fig. 3D). Isso faz com que o modelo C modificado seja rejeitado em relação ao modelo D modificado. Neste, apenas a matriz probabilística de abundância temporal afetou a dinâmica das interações par-a-par, sem haver qualquer efeito indireto da distância geográfica (Fig. 3D).

DISCUSSÃO

Contrariamente ao esperado, o método de restauração não alterou as propriedades das redes de interação (DI , EI , H_2' , C , M e $NODF$), assim como não explicou a dinâmica das interações par-a-par entre plantas e polinizadores. O efeito da distância geográfica entre parcelas amostrais sobre as interações observadas foi indireto, através da composição florística, quando considerado o período total de levantamento. A dinâmica das interações par-a-par foi influenciada pela composição florística, pela abundância temporal e, mais fortemente, pelo acoplamento fenológico, mas não sofreu influência da composição faunística.

Por que o manejo não influenciou topologia nem microestrutura das redes planta-polinizador?

O fato que nenhuma das propriedades de rede nem a dinâmica das interações par-a-par tenha sido afetada pelo método de restauração é surpreendente, pois as interações podem ser mais sensíveis a mudanças ambientais que a própria diversidade de espécies (Kaiser-Bunbury et al. 2010). Esta ausência de efeito do manejo pode ser encarada tanto positiva quanto negativamente. Embora o reflorestamento seja uma intervenção não-natural, por meio do

plantio de um grupo restrito de espécies, a composição de espécies vegetais que floresceram durante o período de amostragem assim como os requisitos ecológicos dos visitantes florais parecem não ter sido modificados, não havendo também interferência na distribuição de abundância das espécies e no acoplamento fenológico entre parceiros mutualísticos. Isto indicaria que este método preserva as condições ecológicas naturais para as interações, o que poderia ser avaliado positivamente. Por outro lado, o esperado era que o reflorestamento, sendo um método mais oneroso em curto prazo que a regeneração natural (Benayas et al. 2008, Sieben and Reinecke 2008), estivesse acelerando o processo de sucessão ecológica e recuperando as áreas mais rapidamente que a regeneração natural. Isto se refletiria em alteração nas interações planta-polinizador, o que não ocorreu.

Uma explicação para este resultado é que as condições locais (e.g., matriz conservada) seriam, de modo geral, propícias à regeneração natural, de modo que os plantios foram realizados onde seria mais difícil a recuperação espontânea, ou seja, a recuperação sem o incremento de espécies arbóreas pioneiras (R. M. Britez, comunicação pessoal). Sendo isto verdade, as áreas sujeitas ao processo de regeneração natural, em sua maioria, apresentariam resiliência superior àquela das áreas em reflorestamento, o que pode ter contribuído para a ausência de diferença nas interações planta-polinizador entre as distintas condições de manejo. Adicionalmente, como as áreas eram jovens (entre quatro e seis anos de idade no início do levantamento), o tempo decorrido pode não ter sido suficiente para que elas fossem distintas em termos funcionais, apesar de que, durante a primeira década de sucessão em florestas tropicais, as mudanças vegetacionais são drásticas (Chazdon 2008) e em outros ecossistemas um tempo semelhante foi suficiente para detectar diferenças (Exeler et al. 2009, Lomov et al. 2010). Talvez as diferenças entre as duas condições de manejo se tornem evidentes em estágios sucessionais mais avançados.

Além disso, eventos estocásticos podem ter causado variações acentuadas dentro dos tratamentos e, conseqüentemente, ausência de significância nos testes estatísticos (Osenberg et al. 2006). Variações em pequena escala, tais como características do solo, composição inicial de espécies ou distância da fonte de propágulos, ocasionam diferenças na regeneração de florestas entre áreas (Cheung et al. 2010), o que torna difícil prever trajetórias sucessionais (Guariguata and Ostertag 2001). De fato, as propriedades de rede podem apresentar uma grande variabilidade entre parcelas amostrais de mesma condição de manejo, possivelmente em virtude desta alta variabilidade espacial (Heleno et al. 2010). Por outro lado, é possível que, mesmo na ausência de diferenças entre condições quanto às propriedades de redes planta-polinizador, ao avaliar as espécies vegetais separadamente, haja diferença na composição de polinizadores, como constatado por Williams (2011).

Por que a distância geográfica entre parcelas teve um efeito reduzido nas interações planta-polinizador?

A distância geográfica teve efeito significativo apenas no modelo A, no qual explicou 29% da composição florística e afetou indiretamente a microestrutura da rede. Não houve efeito da distância geográfica na composição faunística, no acoplamento fenológico e na abundância temporal. O contexto da paisagem, associado à biologia dos polinizadores, tem importância considerável na restauração (Menz et al. 2011). Algumas espécies de insetos apresentam uma área de forrageamento maior que outras (Greenleaf et al. 2007) e, em uma matriz conservada como a deste estudo, as distâncias entre parcelas amostrais se tornariam pouco representativas, embora exista uma tendência de alto *turnover* de polinizadores em áreas restauradas de Floresta Atlântica (dados não publicados). De fato, para polinizadores com vasta área de forrageamento individual e/ou grande tamanho populacional, as distâncias entre as parcelas amostrais podem ter sido insignificantes (já que a escala de amostragem foi

relativamente pequena, Apêndice B). Contudo, para algumas plantas floridas as mesmas distâncias mostraram-se relativamente expressivas. Como a distância geográfica afetou a microestrutura da rede através da composição florística apenas quando considerado o período total de levantamento, é possível que somente as espécies que não floresceram no período do verão estejam estruturadas no espaço, o que pode ser testado em trabalhos futuros.

Determinantes da dinâmica das interações par-a-par

O acoplamento fenológico explicou mais da metade da microestrutura da rede, sendo considerado um ótimo preditor das interações. A importância do acoplamento fenológico pode variar em função da latitude, do comprimento da estação de florescimento e atividade de insetos na região e da duração da fenofase das espécies que compõem a comunidade (Olesen et al. 2011). Os resultados do presente trabalho contrastam com os de Kaiser-Bunbury et al. (submetido), no qual a sobreposição espaço-temporal não foi um determinante tão importante da microestrutura da rede, provavelmente porque em Seychelles a estação de florescimento é bem mais curta que nesta área de estudo e a possibilidade de desacoplamento fenológico é menor. O acoplamento fenológico parece ser de grande importância para o estabelecimento das interações planta-polinizador em florestas tropicais, onde a estação de florescimento é longa, assim como o período de atividade dos nectarívoros e polinívoros (Menz et al. 2011), de modo que espécies de insetos ativos em diferentes épocas do ano necessitam de um suprimento adequado de recursos florais, disponibilizado por diferentes espécies de plantas florescendo em períodos específicos do ano. Isso levaria a um forte *turnover* sazonal de interações (J. Genini, comunicação pessoal) e aumentaria a importância do acoplamento fenológico nos padrões de interação.

A abundância temporal teve um efeito expressivo no estabelecimento das interações planta-polinizador, embora tenha apresentado uma porcentagem de explicação menor que a

do acoplamento fenológico. Ou seja, espécies de planta com maior quantidade de flores e espécies de insetos com maior número de visitas em cada mês tenderam a interagir mais frequentemente entre si. Uma alta habilidade preditiva da combinação de abundância com distribuição espaço-temporal já havia sido relatada anteriormente, para redes de polinização em zona árida (Vázquez et al. 2009b). Isso pode ser uma evidência do efeito da neutralidade na estrutura da rede, dada apenas por fatores de chance de encontro entre indivíduos, relacionados à abundância. Porém, há indícios de que a influência da abundância não é tão independente da identidade taxonômica como se previa e que existem algumas espécies mais oportunistas que outras. Por exemplo, algumas abelhas sociais tendem a ser sensíveis à disponibilidade de flores, visitando plantas com recursos florais localmente abundantes, e abandonando-as rapidamente se alternativas mais proveitosas são descobertas pela colônia (Raine et al. 2007). A densidade floral também afeta diferentemente as espécies de planta, pois apenas em algumas há influência da abundância de flores na composição de visitantes florais (Lazaro et al. 2009). Portanto, os efeitos da abundância são espécie-específicos (Lazaro et al. 2009, González-Castro et al. 2012), afetando apenas alguns grupos de espécies, enquanto outros continuam sendo seletivos quanto aos parceiros mutualísticos, o que provavelmente explica o tamanho do efeito da abundância em relação ao acoplamento fenológico.

Como o acoplamento fenológico teve uma habilidade preditiva maior que a abundância temporal, isto daria um maior suporte à hipótese de “*forbidden links*” em detrimento da hipótese de neutralidade, assim como encontrado por Jordano et al. (2006), Santamaría and Rodríguez-Gironés (2007), Olesen et al. (2011) e González-Castro et al. (2012). Em comunidades com flores pouco restritivas quanto à acessibilidade dos recursos florais e muitos polinizadores pequenos e/ou polívoros, o principal componente determinando as interações par-a-par é a abundância de recursos (Kaiser-Bunbury et al.

submetido). Como as redes do presente estudo apresentaram, por exemplo, muitos nectarívoros (como borboletas e mariposas), polinívoros especializados (como é o caso das abelhas que realizam vibração) e também plantas com morfologia floral restritiva (tais como *Jacaranda puberula*, *Hygrophila* sp., *Senna multijuga* e várias espécies de Melastomataceae), a abundância não foi um determinante tão importante das interações. Contudo, abundância e fenologia estão intimamente relacionadas, pois, além da fenologia afetar quem potencialmente interage com quem, ela também determina a abundância relativa das espécies em um tempo específico da estação (Encinas-Viso et al. 2012).

Curiosamente a microestrutura da rede não foi explicada pela composição faunística, apenas pela composição florística. Isso pode indicar que são as espécies de plantas floridas, e não de insetos, que dirigem as interações de polinização. Uma possível explicação para isso é que as plantas floridas teriam certa constância na atração de espécies de visitantes florais, independentemente da parcela amostral, enquanto os polinizadores teriam realizado visitas a plantas diferentes de acordo com a área onde se encontravam. O efeito da composição florística nas interações é provável consequência do efeito de ajustes morfológicos da flor ao polinizador (Danieli-Silva et al. 2012) e da complementaridade florística funcional (Fontaine et al. 2006). No entanto, a composição florística afetou significativamente a microestrutura da rede somente no modelo A, que incluiu o período total de levantamento, sendo que os dados de três meses não foram suficientes para detectar esta influência. O efeito da composição de espécies na microestrutura da rede engloba os diversos mecanismos subjacentes ao próprio arranjo de espécies, sendo que mecanismos como seleção de atributos fenotípicos e eventos históricos podem influenciar sinergicamente as interações planta-polinizador (Vázquez et al. 2009a, Kaiser-Bunbury et al. submetido).

A composição florística exerceu efeito menor na microestrutura da rede que o acoplamento fenológico e a abundância temporal, pois a porcentagem de explicação das

interações observadas foi menor nos modelos A e C em relação aos modelos B e D, respectivamente. Isto indica que, além da similaridade em composição de espécies vegetais, os fatores que tornam as áreas mais semelhantes entre si quanto às interações planta-polinizador são a similaridade na sobreposição temporal entre parceiros mutualísticos e a similaridade na abundância de insetos e flores e que, portanto, as redes de interações são mais que a soma de suas partes componentes (Jordano et al. 2006, Lewinsohn et al. 2006, Tylianakis et al. 2010).

CONCLUSÕES

A comparação entre modelos que incluíram sobreposição temporal e modelos que incluíram somente composição de espécies demonstrou que, para que as interações ocorram, não basta que as espécies estejam presentes. Elas devem coocorrer em espaço e tempo (Tylianakis et al. 2010). Impactos antrópicos sobre a coocorrência das espécies, tais como o aquecimento global, por alterar a distribuição espacial de parceiros mutualísticos ou promover deslocamento fenológico das espécies, podem interferir drasticamente na diversidade e estabilidade das redes planta-polinizador em uma escala temporal relativamente curta (Encinas-Viso et al. 2012). Portanto, parece importante que a prática da restauração ecológica vise não somente restabelecer a diversidade de espécies, mas também a estrutura das redes de interações, como sugerido em outros estudos (Hobbs and Norton 1996, Forup and Memmott 2005, Kaiser-Bunbury et al. 2010, Tylianakis et al. 2010).

O método de restauração não teve efeito na topologia nem na microestrutura das redes planta-polinizador em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica. Contudo, não se sabe se esta ausência de efeito é mantida no decorrer da sucessão. Deste modo, destaca-se a necessidade de desenvolvimento de uma metodologia economicamente viável e logisticamente adequada para o registro das interações planta-polinizador em áreas

sucessionais mais avançadas e em comunidades de referência, onde a utilização de escadas é impossível devido à altura do dossel. Somente assim, a compreensão do que ocorre com as propriedades de rede ao longo da sucessão ecológica em Floresta Atlântica seria possível. Apesar destas limitações, o presente trabalho contribuiu para o entendimento dos fatores determinantes das interações par-a-par em áreas sucessionais iniciais, além de comprovar que as diferenças entre condições de manejo são tão sutis em áreas jovens (inseridas em paisagens conservadas) a ponto de não serem evidentes no nível de interações planta-polinizador.

LITERATURA CITADA

- Albrecht, M., P. Duelli, B. Schmid, and C. B. Müller. 2007. Interaction diversity within quantified insect food webs in restored and adjacent intensively managed meadows. *Journal of Animal Ecology* 76:1015–1025.
- Albrecht, M., M. Riesen, and B. Schmid. 2010. Plant–pollinator network assembly along the chronosequence of a glacier foreland. *Oikos* 119:1610–1624.
- Almeida-Neto, M., P. Guimarães, P. R. Guimarães Jr, R. D. Loyola, and W. Ulrichet. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117:1227–1239.
- Bascompte, J., P. Jordano, C. J. Melián, and J. M. Olesen. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 100:9383–9387.
- Benayas, J. M. R, J. M. Bullock, and A. C. Newton. 2008. Creating woodland islets to reconcile ecological restoration, conservation, and agricultural land use. *Frontiers in Ecology and the Environment* 6:329–336.
- Bersier, L. F., C. Banasek-Richter, and M. F. Cattin. 2002. Quantitative descriptors of food-web matrices. *Ecology* 83:2394–2407.

- Blüthgen, N., F. Menzel, and N. Blüthgen. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. *BMC Ecology* 6:1–12.
- Chazdon, R. L. 2008. Chance and Determinism in Tropical Forest Succession. Pages 384–408 *in* W. P. Carson and S. A. Schnitzer, editors. *Tropical forest community ecology*. Wiley-Blackwell, Oxford. UK.
- Cheung, K. C., D. Liebsch, and M. C. M. Marques. 2010. Forest recovery in newly abandoned pastures in Southern Brazil: implications for the Atlantic Rain Forest resilience. *Natureza & Conservação* 81:66–70.
- Danieli-Silva, A., J. M. T. Souza, A. J. Donatti, R. P. Campos, J. Vicente-Silva, L. Freitas, and I. G. Varassin. 2012. Do pollination syndromes cause modularity and predict interactions in a pollination network in tropical high-altitude grasslands? *Oikos* 121:35–43.
- Devoto, M., S. Bailey, P. Craze, and J. Memmott. 2012. Understanding and planning ecological restoration of plant–pollinator networks. *Ecology Letters* 15:319–328.
- Dormann C. F., and B. Gruber. 2012. bipartite: Visualising bipartite networks and calculating some (ecological) indices, version 1.18, R Project for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<http://CRAN.R-project.org/package=bipartite>>
- Encinas-Viso, F., T. A. Revilla, and R. S. Etienne. 2012. Phenology drives mutualistic network structure and diversity. *Ecology Letters* 15:198–208.
- Exeler N., A. Kratochwil, and A. Hochkirch. 2009. Restoration of riverine inland sand dune complexes: implications for the conservation of wild bees. *Journal of Applied Ecology* 46:1097–1105.
- Ferretti, A. R., and R. M. Britez. 2005. A restauração da Floresta Atlântica no litoral do estado do Paraná: os trabalhos da SPVS. Pages 87–102 *in* A. P. M Galvão and V.

- Porfirio-da-Silva, editors. *Restauração florestal: fundamentos e estudos de caso*. Embrapa Florestas, Colombo, Paraná, Brasil.
- Ferretti, A. R., and R. M. Britez. 2006. Ecological restoration, carbon sequestration and biodiversity conservation: The experience of the Society for Wildlife Research and Environmental Education (SPVS) in the Atlantic Rain Forest of Southern Brazil. *Journal for Nature Conservation* 14:249–259.
- Fontaine, C., I. Dajoz, J. Meriguet, and M. Loreau. 2006. Functional Diversity of Plant-Pollinator Interaction Webs Enhances the Persistence of Plant Communities. *PLoS Biology* 4:129–135.
- Fortuna, M.A., D. B. Stouffer, J. M. Olesen, P. Jordano, D. Mouillot, B. R. Krasnov, R. Poulin, and J. Bascompte. 2010. Nestedness versus modularity in ecological networks: two sides of the same coin? *Journal of Animal Ecology* 79:811–817.
- Forup, M. L., and J. Memmott. 2005. The restoration of plant-pollinator interactions in Hay Meadows. *Restoration Ecology* 13:265–274.
- Fox, J., Z. Nie, and J. Byrnes. 2012. sem: Structural Equation Models, version 3.0-0. R Project for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<http://CRAN.R-project.org/package=sem>>
- González-Castro, A., S. Yang, M. Nogales, and T. Carlo. 2012. What Determines the Temporal Changes of Species Degree and Strength in an Oceanic Island Plant-Disperser Network? *PLoS ONE* 7:1–8.
- Grace, J. B., and J. E. Keeley. 2006. A structural equation model analysis of postfire plant diversity in California shrublands. *Ecological Applications* 16:503–514.
- Grace, J. B., and B. H. Pugsek. 1997. A structural equation model of plant species richness and its application to a coastal wetland. *The American Naturalist* 149:436–460.

- Greenleaf, S. S., N. M. Williams, R. Winfree, and C. Kremen. 2007. Bee foraging ranges and their relationship to body size. *Oecologia* 153:589–596
- Guariguata, M. R., and R. Ostertag. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. *Forest Ecology and Management* 148:185–206.
- Guimarães, P. R. Jr., and P. Guimarães. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling & Software* 21:1512–1513.
- Guimerà, R., and L. A. N. Amaral. 2005a. Cartography of complex networks: modules and universal roles. *Journal of Statistical Mechanics*, art. no. P02001:1–13.
- Guimerà, R., and L.A.N. Amaral. 2005b. Functional cartography of complex metabolic networks. *Nature* 433:895–900.
- Guimerà, R., M. Sales-Pardo, and L. A. N. Amaral. 2007. Classes of complex networks defined by role-to-role connectivity profiles. *Nature* 3:63–69.
- Hatcher, L. 1994. A step-by-step approach to using the SAS® system for factor analysis and structural equation modeling. SAS Institute, Cary, North Carolina, USA.
- Heleno, R., M. Devoto, and M. Pocock. 2012. Connectance of species interaction networks and conservation value: Is it any good to be well connected?. *Ecological Indicators* 14:7–10.
- Heleno, R., I. Lacerda, J. A. Ramos, and J. Memmott. 2010. Evaluation of restoration effectiveness: community response to the removal of alien plants. *Ecological Applications* 20:1191–1203.
- Hobbs, R. J., and D. A. Norton. 1996. Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology* 4:93–110.
- IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística). 1992. Manual Técnico da Vegetação Brasileira. Fundação Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística - DERNA, Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, Brasil.

- IPARDES (Instituto Paranaense de Desenvolvimento Econômico e Social). 2001. Zoneamento da Área de Proteção Ambiental de Guaraqueçaba. IPARDES, Curitiba, Paraná, Brasil.
- Jordano, P. 1987. Patterns of mutualistic interactions in pollination and seed dispersal: connectance, dependence asymmetries and coevolution. *The American Naturalist* 129:657–677.
- Jordano, P., J. Bascompte, and J. M. Olesen. 2006. The ecological consequences of complex topology and nested structure in pollination webs. Pages 173–199 *in* N. M. Waser and J. Ollerton, editors. *Specialization and generalization in plant-pollinator interactions*. University of Chicago Press, Chicago, Illinois, USA.
- Kaiser-Bunbury, C. N., A. Traveset, and D. M. Hansen. 2010. Conservation and restoration of plant animal mutualisms on oceanic islands. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 12:131–143.
- Kaiser-Bunbury, C. N., D. P. Vázquez, M. Stang, and J. Ghazoul. Predicting the microstructure of plant-pollinator interaction networks. (submetido à revista *Ecology*)
- Kauano, E. E., J. M. D. Torezan, F. C. G. Cardoso, and M. C. M. Marques. 2012. Landscape structure in the northern coast of Paraná State, a hotspot for the Brazilian Atlantic Forest conservation. *Revista Árvore* 36:961–970.
- Kearns, C. A., D. W. Inouye and N. M. Waser. 1998. Endangered mutualisms: the conservation of plant-pollinator interactions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 29:83–112.
- Klein, A. M., S. A. Cunningham, M. Bos, and I. Steffan-Dewenter. 2008. Advances in pollination ecology from tropical plantation crops. *Ecology* 89:935–943.
- Lázaro, A., R. Lundgren, and Ø. Totland. 2009. Co-flowering neighbors influence the diversity and identity of pollinator groups visiting plant species. *Oikos* 118:691–702.

- Leitão, F. H. M., M. C. M. Marques, and E. Ceccon. 2010. Young restored forests increase seedling recruitment in abandoned pastures in the Southern Atlantic rainforest. *Revista de Biologia Tropical* 58:1271–1282.
- Lewinsohn, T. M., P. I. Prado, P. Jordano, J. Bascompte, and J. M. Olesen. 2006. Structure in plant-animal interaction assemblages. *Oikos* 113:174–184.
- Lomov, B., D. A. Keithb, and D. F. Hochuli. 2010. Pollination and plant reproductive success in restored urban landscapes dominated by a pervasive exotic pollinator. *Landscape and Urban Planning* 96:232–239.
- Maestre, F. T., M. A. Bowker, C. Escolar, M. D. Puche, and S. Soliveres. 2010. Do biotic interactions modulate ecosystem functioning along stress gradients? Insights from semi-arid plant and biological soil crust communities. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365:2057–2070.
- Martín-González, A. M., S. Allesina, A. Rodrigo, and J. Bosch. 2012. Drivers of compartmentalization in a Mediterranean pollination network. *Oikos* 121:2001–2013.
- Menz, M. H. M., R. D. Phillips, R. Winfree, C. Kremen, M. A. Aizen, S. D. Johnson, and K. W. Dixon. Reconnecting plants and pollinators: challenges in the restoration of pollination mutualisms. *Trends in Plant Science* 16:4–12.
- Mitchell, R. J. 1993. Path analysis: pollination. Pages 211–231 in J. Gurevitch and L. V. Hedges. *The design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York, New York, USA.
- Myers, N., R. A. Mittermeier, C. G. Mittermeier, G. A. B. Fonseca, and J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature* 403:853–858.
- Oksanen J., F. G. Blanchet, R. Kindt, P. Legendre, R. G. O'Hara, G. L. Simpson, P. Solymos, M. H. H. Stevens, and H. Wagner. 2010. *vegan: Community Ecology Package*, version

- 1.17.1. R Project for Statistical Computing, Vienna, Austria.
<<http://CRAN.Rproject.org/package=vegan>>
- Olesen, J. M., J. Bascompte, Y. L. Dupont, H. Elberling, C. Rasmussen, and P. Jordano. 2011. Missing and forbidden links in mutualistic networks. *Proceedings of the Royal Society B* 278:725–732.
- Olesen, J. M., J. Bascompte, Y. L. Dupont, and P. Jordano. 2007. The modularity of pollination networks. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104:19891–19896.
- Osenberg, C. W., B. M. Bolker, J. S. S. White, C. M. S. Mary, and J. S. Shima. 2006. Statistical issues and study design in ecological restorations: lessons learned from marine reserves. Pages 280–302 *in* D.A. Falk, M. A. Palmer, and J. B. Zedler, editors. *Foundations of Restoration Ecology*. Island Press, Washington, D.C., USA.
- Parrish, J. A. D., and F. A. Bazzaz. 1979. Difference in pollination niche relationships in early and late successional plant communities. *Ecology* 60:597–610.
- R Development Core Team. 2012. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <<http://www.R-project.org>>
- Raine, N. E., A. S. Pierson, and G. N. Stone. 2007. Plant-pollinator interactions in a Mexican Acacia community. *Arthropod-Plant Interactions* 1:101–117.
- Santamaría, L., and M. A. Rodríguez-Gironés. 2007. Linkage rules for plant-pollinator networks: trait complementarity or exploitation barriers? *PLoS Biology* 5:354–362.
- Schleuning, M., J. Fründ, A. M. Klein, S. Abrahamczyk, R. Alarcón, M. Albrecht, G. K. S. Andersson, S. Bazzarian, K. Böhning-Gaese, R. Bommarco, B. Dalsgaard, D. M. Dehling, A. Gotlieb, M. Hagen, T. Hickler, A. Holzschuh, C. N. Kaiser-Bunbury, H. Kreft, R. J. Morris, B. Sandel, W. J. Sutherland, J. C. Svenning, T. Tschamntke, S. Watts, C. N. Weiner, M. Werner, N. M. Williams, C. Winqvist, C. F. Dormann, and N. Blüthgen. 2012.

- Specialization of mutualistic interaction networks decreases towards tropical latitudes. *Current Biology* 22:1925–1931.
- Sieben, E. J. J., and M. K. Reinecke. 2008. Description of reference conditions for restoration projects of riparian vegetation from the species-rich fynbos biome. *South African Journal of Botany* 74:401–411.
- Stang, M., P. G. L. Klinkhamer, N. M. Waser, I. Stang, and E. Meijden. 2009. Size-specific interaction patterns and size matching in a plant-pollinator interaction web. *Annals of Botany* 103:1459–1469.
- Taki, H., and P. G. Kevan. 2007. Does habitat loss affect the communities of plants and insects equally in plant-pollinator interactions? Preliminary findings. *Biodiversity Conservation* 16:3147–3161.
- Thébault, E. 2013. Identifying compartments in presence-absence matrices and bipartite networks: insights into modularity measures. *Journal of Biogeography*. doi:10.1111/jbi.12015
- Trojelsgaard, K., and J. M. Olesen. 2013. Macroecology of pollination networks. *Global Ecology and Biogeography* 22:149–162.
- Tylianakis, J. M., E. Laliberté, A. Nielsen, and J. Bascompte. 2010. Conservation of species interaction networks. *Biological Conservation*. 143:2270–2279.
- Tylianakis, J. M., T. Tcharntke, and O. T. Lewis. 2007. Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs. *Nature* 445:202–205.
- Vázquez, D. P., N. Blüthgen, N. P. Chacoff, and L. Cagnolo. 2009a. Uniting pattern and process in plant–animal mutualistic networks: a review. *Annals of Botany* 103:1445–1457.
- Vázquez D. P., N. P. Chacoff, and L. Cagnolo. 2009b. Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. *Ecology* 90:2039–2046.

- Vázquez, D. P., and M. A. Aizen. 2003. Null model analyses of specialization in plant-pollinator interactions. *Ecology* 84:2493–2501.
- Vázquez, D. P., C. J. Melian, N. M. Williams, N. Bluthgen, B. R. Krasnov, and R. Poulin. 2007. Species abundance and asymmetric interaction strength in ecological networks. *Oikos* 116:1120–1127.
- Verdú, M., and A. Valiente-Banuet. 2011. The relative contribution of abundance and phylogeny to the structure of plant facilitation networks. *Oikos* 120:1351–1356.
- Vile, D., B. Shipley, and E. Garnier. 2006. A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology* 87:504–517.
- Williams, N. M. 2011. Restoration of nontarget species: bee communities and pollination function in riparian forests. *Restoration Ecology* 19:450–459.

TABELA 1. Matriz de correlação de Mantel mostrando coeficientes de Spearman entre as matrizes de dissimilaridade do período total de amostragem (entre setembro/2009 e abril/2011). Valores em negrito são significativos ao nível de 0,0033 (α corrigido por Bonferroni). InterObs = interações observadas; DistGeog = distância geográfica; Fenologia = acoplamento fenológico; Florística = composição florística; Faunística = composição faunística.

	InterObs	Manejo	DistGeog	Fenologia	Florística
Manejo	0,4097	–	–	–	–
DistGeog	0,4033	0,1917	–	–	–
Fenologia	0,8001	0,2667	0,4178	–	–
Florística	0,6562	0,2125	0,5389	0,8338	–
Faunística	0,5749	0,1917	0,2234	0,7199	0,5351

TABELA 2. Matriz de correlação de Mantel mostrando coeficientes de Spearman entre as matrizes de dissimilaridade do período de três meses de amostragem (entre dezembro/2009 e março/2010). Valores em negrito são significativos ao nível de 0,0033 (α corrigido por Bonferroni). InterObs = interações observadas; DistGeog = distância geográfica; Abund = abundância temporal; Florística = composição florística; Faunística = composição faunística.

	InterObs	Manejo	DistGeog	Abund	Florística
Manejo	0,0600	–	–	–	–
DistGeog	0,1483	0,1917	–	–	–
Abund	0,5330	0,2463	0,2890	–	–
Florística	0,4139	0,0089	0,2607	0,3723	–
Faunística	0,3959	0,0416	0,0668	0,6357	0,0836

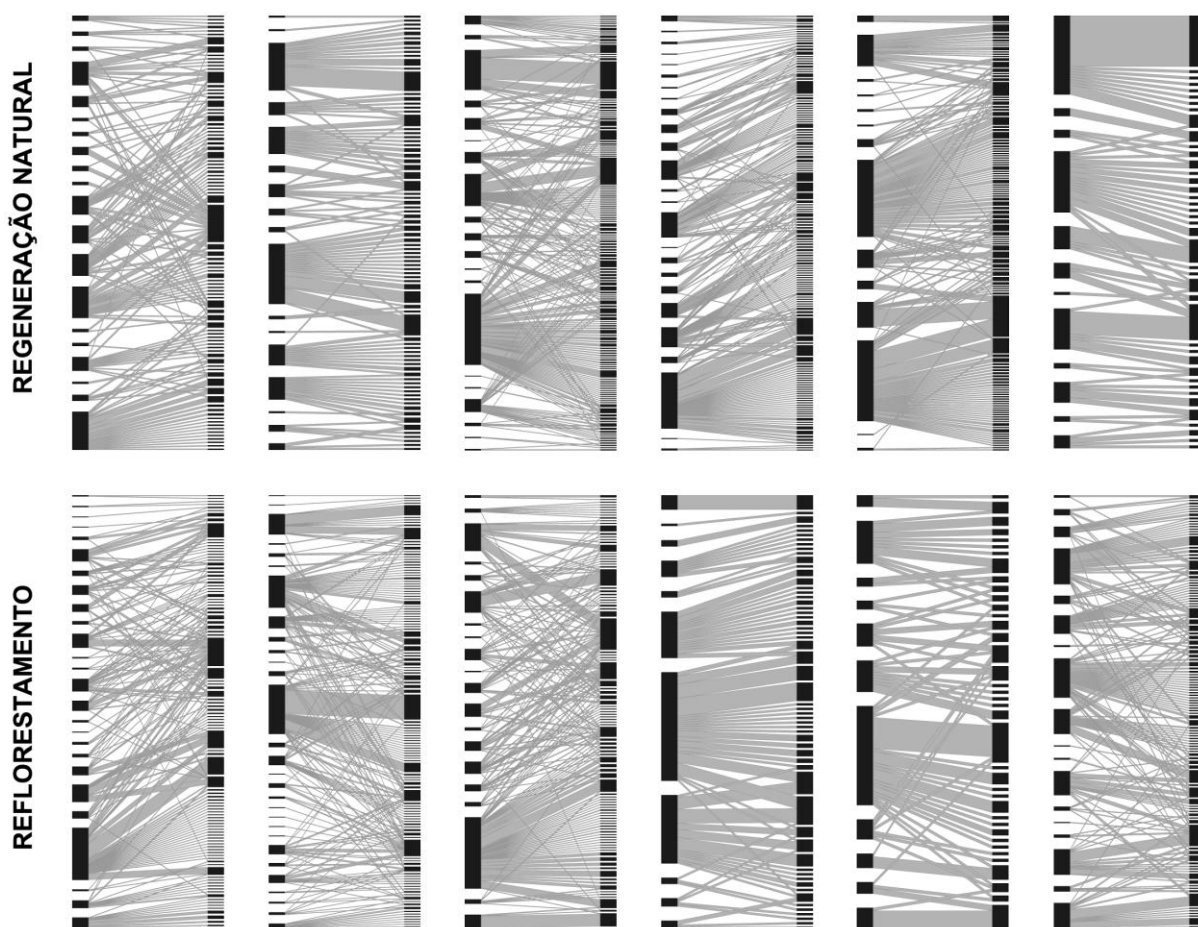


FIG. 1. Redes quantitativas de interações planta-polinizador registradas ao longo de vinte meses em doze parcelas de Floresta Atlântica (Antonina, Paraná, Brasil), sob duas condições de manejo: regeneração natural e reflorestamento. As espécies são representadas por barras: plantas no lado esquerdo e insetos no lado direito de cada rede. O comprimento das barras reflete a frequência de interação de cada espécie. As linhas representam as interações observadas, cuja espessura é proporcional à sua frequência.

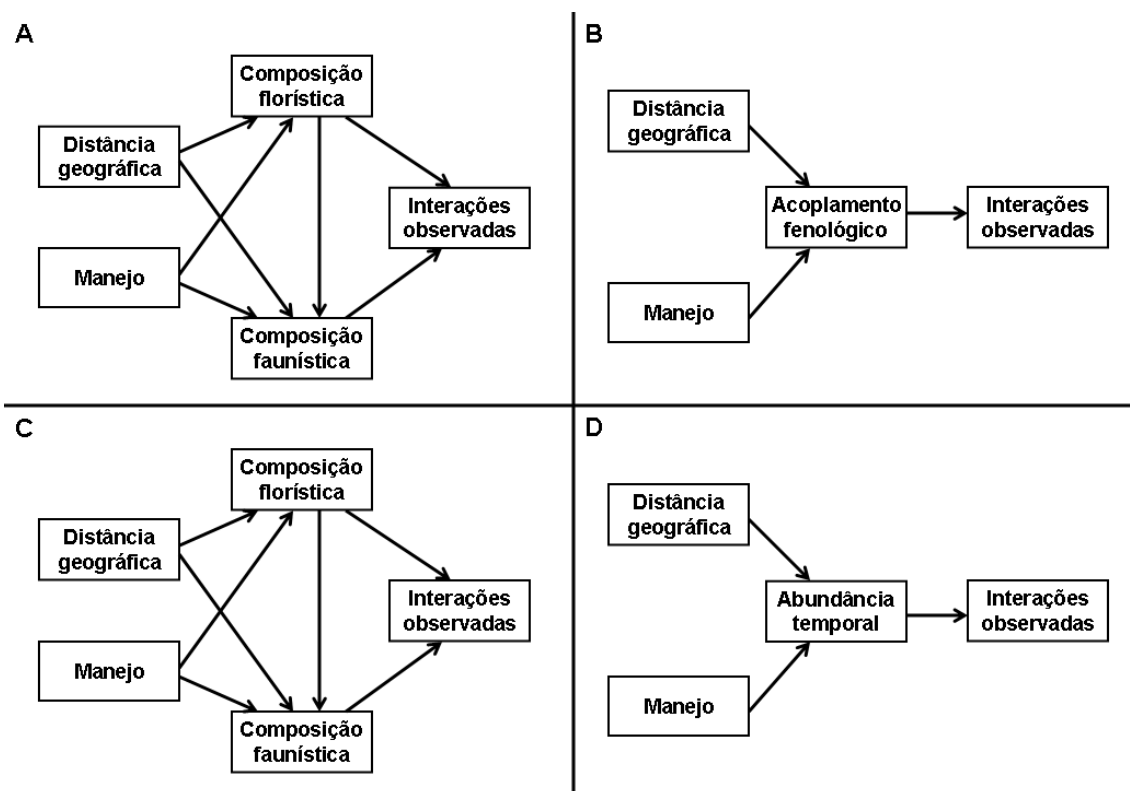


FIG. 2. Diagramas de via descrevendo os relacionamentos causais hipotéticos entre variáveis. Os modelos A e B são relativos ao período total de levantamento e os modelos C e D referem-se aos dados de três meses de amostragem.

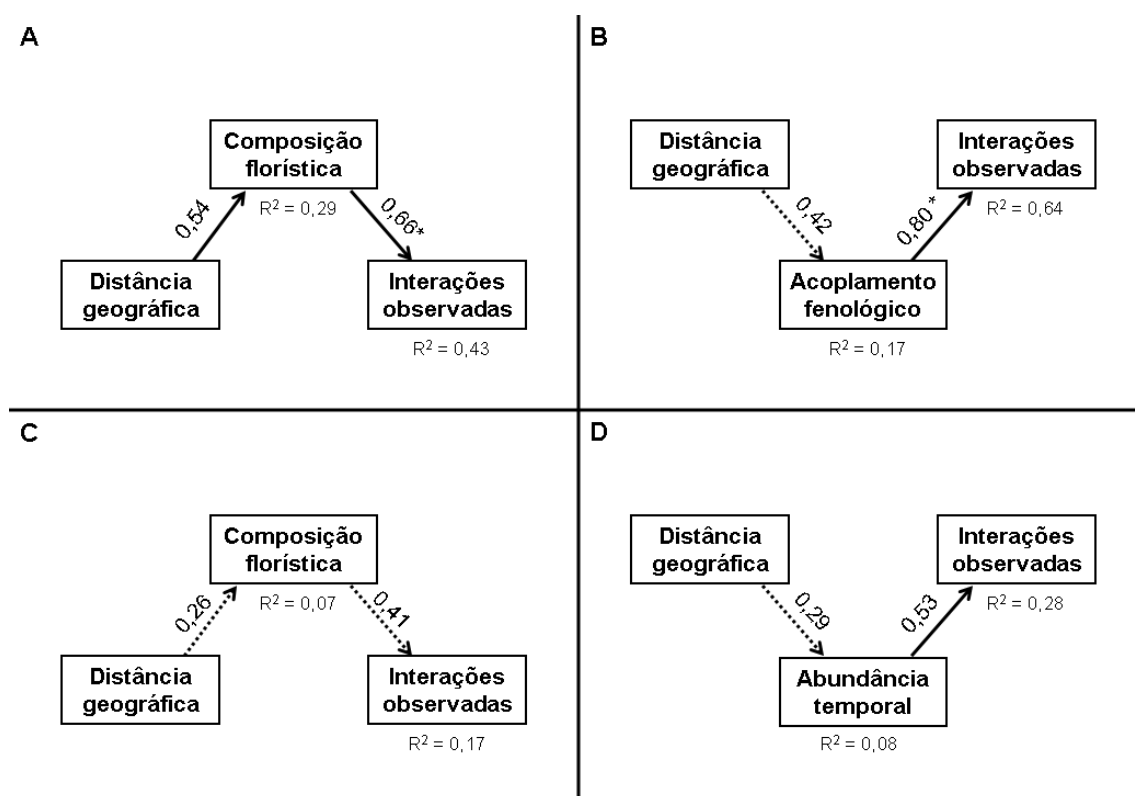


FIG. 3. Modelos de equação estrutural selecionados pelo critério de Akaike a partir dos modelos hipotéticos. Os modelos A e B são relativos ao período total de levantamento e os modelos C e D referem-se aos dados de três meses de amostragem. Setas tracejadas indicam relacionamentos não significativos e setas contínuas indicam relacionamentos significativos ao nível de 0,05. Números adjacentes às setas são os coeficientes de via: aqueles com asterisco ao lado correspondem a relacionamentos significativos ao nível de 0,0033 (α corrigido por Bonferroni). Ou seja, vias significativas sem correção de Bonferroni apresentam somente seta contínua, e vias significativas com correção de Bonferroni, além de seta contínua, apresentam asterisco. Porcentagens de explicação são dadas sob o nome das variáveis endógenas. A = modelo A modificado ($\chi^2 = 0,07$, $P = 0,80$, AIC = 10,067); B = modelo B modificado ($\chi^2 = 0,18$, $P = 0,67$, AIC = 10,178); C = modelo C modificado ($\chi^2 = 0,02$, $P = 0,88$, AIC = 10,023); D = modelo D modificado ($\chi^2 = 0,0006$, $P = 0,98$, AIC = 10,001).

Apêndice A. Coordenadas geográficas das doze parcelas utilizadas para levantamento das interações planta-polinizador em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica (Antonina, Paraná, Brasil). RN = regeneração natural; RF = reflorestamento.

	Latitude	Longitude
RN-1	25°18'27''S	48°41'57''W
RN-2	25°18'46''S	48°40'09''W
RN-3	25°21'53''S	48°46'31''W
RN-4	25°18'48''S	48°40'11''W
RN-5	25°21'46''S	48°46'39''W
RN-6	25°21'42''S	48°46'36''W
RF-1	25°18'58''S	48°39'41''W
RF-2	25°18'57''S	48°39'33''W
RF-3	25°18'45''S	48°41'48''W
RF-4	25°18'58''S	48°39'41''W
RF-5	25°16'48''S	48°43'55''W
RF-6	25°17'19''S	48°41'01''W

Apêndice B. Distância geográfica, em metros, entre as doze parcelas utilizadas para levantamento das interações planta-polinizador em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica (Antonina, Paraná, Brasil). RN = regeneração natural; RF = reflorestamento.

	RN-1	RN-2	RN-3	RN-4	RN-5	RN-6	RF-1	RF-2	RF-3	RF-4	RF-5
RN-2	3126	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
RN-3	9951	12143	—	—	—	—	—	—	—	—	—
RN-4	3059	77	12072	—	—	—	—	—	—	—	—
RN-5	9961	12212	304	12133	—	—	—	—	—	—	—
RN-6	9876	12126	302	12048	82	—	—	—	—	—	—
RF-1	3960	874	12728	916	12804	12716	—	—	—	—	—
RF-2	4192	1094	12956	1145	13044	12952	253	—	—	—	—
RF-3	613	2823	9760	2760	9782	9698	3648	3889	—	—	—
RF-4	4519	7314	10393	7282	10259	10191	8181	8370	5063	—	—
RF-5	4472	7267	10356	7237	10224	10156	8134	8327	5018	54	—
RF-6	2648	3057	12545	3072	12529	12454	3764	3880	3033	5000	4954

Apêndice C. Propriedades das redes planta-polinizador de áreas restauradas de Floresta Atlântica do Sul do Brasil: valores observados (obs), aleatórios (aleat) e padronizados (Δ) das métricas. Os valores que não foram distintos do acaso foram omitidos da tabela. RN = regeneração natural; RF = reflorestamento; DI = diversidade de interações; EI = equitatividade de interações; H_2' = especialização da rede; C = conectância; M = modularidade; $NODF$ = aninhamento.

Manejo	DI_{obs}	DI_{aleat}	ΔDI	EI_{obs}	EI_{aleat}	ΔEI	$H_2'_{obs}$	$H_2'_{aleat}$	$\Delta H_2'$	C_{obs}	C_{aleat}	ΔC	M_{obs}	M_{aleat}	ΔM	$NODF_{obs}$	$NODF_{aleat}$	$\Delta NODF$
RN	4,81	5,20	-0,38	0,96	0,99	-0,02	0,34	0,14	0,20	0,09	0,08	0,005	0,58	0,55	0,03	14,53	11,78	0,03
RN	4,35	4,88	-0,53	0,94	0,99	-0,05	0,67	0,17	0,50	0,07	0,07	0,001	0,74	0,68	0,06	6,91	9,19	–
RN	4,75	5,60	-0,84	0,87	0,95	-0,08	0,57	0,18	0,39	0,08	0,08	0,006	0,55	0,53	0,02	19,28	12,70	0,07
RN	4,89	5,62	-0,74	0,93	0,98	-0,06	0,61	0,17	0,44	0,06	0,05	0,002	0,68	0,63	0,04	9,59	8,15	0,01
RN	4,59	5,30	-0,71	0,90	0,96	-0,06	0,61	0,23	0,38	0,10	0,09	0,006	0,59	0,56	0,03	17,66	14,58	0,03
RN	3,56	4,35	-0,79	0,88	0,98	-0,09	0,71	0,21	0,50	0,11	0,11	0,005	0,67	0,62	0,05	12,73	14,21	–
RF	4,67	5,45	-0,78	0,90	0,97	-0,07	0,47	0,16	0,31	0,07	0,07	0,004	0,61	0,56	0,05	12,06	10,05	0,02
RF	4,61	5,56	-0,95	0,86	0,96	-0,10	0,57	0,16	0,41	0,06	0,06	0,003	0,57	0,56	0,02	15,18	9,39	0,06
RF	4,67	5,46	-0,78	0,89	0,95	-0,07	0,49	0,17	0,33	0,10	0,09	0,008	0,51	0,49	0,02	20,94	14,65	0,06
RF	3,96	4,60	-0,64	0,93	0,98	-0,05	0,72	0,26	0,46	0,11	0,11	0,004	0,67	0,63	0,04	11,55	13,55	–
RF	3,85	4,33	-0,48	0,94	0,98	-0,05	0,57	0,21	0,37	0,14	0,13	0,009	0,57	0,55	0,02	18,22	18,09	–
RF	4,81	5,49	-0,67	0,93	0,98	-0,05	0,56	0,18	0,38	0,09	0,08	0,004	0,59	0,56	0,04	15,52	12,14	0,03

Apêndice D. Espécies e morfoespécies de plantas monitoradas ao longo dos vinte meses de levantamento das interações planta-polinizador em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica (Antonina, Paraná, Brasil), com suas respectivas formas de vida. As informações referentes à quantidade de parcelas amostrais por condição de manejo nas quais cada planta foi registrada e ao número de interações realizadas se encontram nas últimas colunas. As espécies com asterisco foram utilizadas no plantio de algumas áreas (mas também podem ter aparecido nas parcelas por regeneração natural). RN = regeneração natural; RF = reflorestamento; hb = erva; sa = subarbusto; ab = arbusto; av = árvore; li = liana; pa = parasita; nv = planta não visitada por insetos no período de amostragem.

Táxon	Forma de vida	RN	RF	Número de interações
Acanthaceae				
<i>Hygrophila</i> sp.1	hb	2	0	98
<i>Hygrophila</i> sp.2	hb	0	1	24
Annonaceae				
<i>Guatteria australis</i> A.St.-Hil.	av	1	0	nv
Apocynaceae				
<i>Forsteronia leptocarpa</i> (Hook. & Arn.) A.DC.	li	2	0	14
Araliaceae				
<i>Hydrocotyle leucocephala</i> Cham. & Schltdl.	hb	2	3	11
Asteraceae				
<i>Adenostemma brasilianum</i> (Pers.) Cass.	hb	0	2	16
<i>Ageratum conyzoides</i> L. / <i>Barrosoa betonicaeformis</i> (DC.) R.M.King & H.Rob.	hb/sa	2	4	86
<i>Baccharis cassinifolia</i> DC.	ab	2	0	6
<i>Baccharis singularis</i> (Vell.) G.M.Barroso	ab	2	0	13
<i>Cyrtocymura scorpioides</i> (Lam.) H.Rob.	sa	1	0	37
<i>Elephantopus mollis</i> H.B. & K.	hb	1	1	15
<i>Erechtites valerianifolius</i> (Link ex Spreng.) DC.	hb	4	2	82
<i>Heterocondylus alatus</i> (Vell.) R.M.King & H.Rob.	sa	1	0	76
<i>Mikania micrantha</i> Kunth	li	3	3	49
<i>Vernonanthura beyrichii</i> (Less.) H.Rob.	ab	5	6	398
<i>Vernonanthura puberula</i> (Less.) H.Rob.	av	2	0	65
Balsaminaceae				
<i>Impatiens walleriana</i> Hook. F.	hb	0	2	28
Begoniaceae				
<i>Begonia fischeri</i> Schrank	hb	5	1	71
Bignoniaceae				
<i>Jacaranda puberula</i> Cham.	av	2	0	10
Boraginaceae				
<i>Cordia monosperma</i> Roem. & Schult.	sa	3	3	100
Campanulaceae				

continua...

Táxon	Forma de vida	RN	RF	Número de interações
<i>Lobelia</i> sp.	hb	2	0	7
Cannabaceae				
<i>Trema micrantha</i> (L.) Blume *	av	0	1	2
Caryophyllaceae				
<i>Drymaria cordata</i> (L.) Willd. ex Schult.	hb	0	2	7
Commelinaceae				
<i>Commelina diffusa</i> Burm. F.	hb	3	3	84
<i>Commelina erecta</i> L.	hb	0	2	3
<i>Tradescantia sellowiana</i> Kunth	hb	1	3	48
Euphorbiaceae				
<i>Alchornea triplinervia</i> (Spreng.) Müll.Arg. *	av	1	0	nv
<i>Sapium glandulosum</i> (L.) Morong	av	0	1	1
<i>Pera glabrata</i> (Schott) Poepp. ex Baill. *	av	2	2	3
Fabaceae				
<i>Desmodium adscendens</i> (Sw.) DC.	sa	6	6	63
<i>Desmodium affine</i> Schltdl.	sa	0	3	7
<i>Desmodium incanum</i> DC.	sa	4	3	1
<i>Inga marginata</i> Willd. *	av	0	1	35
<i>Mimosa bimucronata</i> (DC.) Kuntze *	av	3	6	133
<i>Mimosa pudica</i> L.	sa	0	1	nv
<i>Senna multijuga</i> (Rich.) H.S.Irwin & R.Barneby *	av	1	5	24
Hypoxidaceae				
<i>Hypoxis decumbens</i> L.	hb	0	1	nv
Lamiaceae				
<i>Hyptis fasciculata</i> Benth.	sa	3	2	59
<i>Hyptis lacustris</i> A.St.-Hil. ex Benth.	sa	1	0	7
<i>Hyptis lappulacea</i> Mart. ex Benth..	sa	5	5	474
Lauraceae				
<i>Ocotea pulchella</i> (Nees & Mart.) Mez	av	1	0	5
Loranthaceae				
<i>Struthanthus polyrhizus</i> (Mart.) Mart.	pa	0	1	35
Lythraceae				
<i>Cuphea carthagenensis</i> (Jacq.) J.F.Macbr.	sa	0	2	nv
Malpighiaceae				
<i>Bunchosia pallescens</i> Skottsb.	av	1	0	15
Malvaceae				
<i>Sida carpinifolia</i> L.f.	sa	1	2	22
<i>Sida rhombifolia</i> L.	sa,hb	0	1	11
Melastomataceae				
<i>Clidemia hirta</i> (L.) D.Don	ab	6	6	32
<i>Clidemia urceolata</i> DC.	ab	0	2	nv
<i>Leandra reversa</i> (DC.) Cogn.	ab	0	1	3
<i>Miconia cinerascens</i> Miq. var. <i>robusta</i> Wurdack	av	6	1	73
<i>Miconia latecrenata</i> (DC.) Naudin	av	0	1	5
<i>Pterolepis glomerata</i> (Rottb.) Miq.	sa	4	3	71
<i>Tibouchina clavata</i> (Pers.) Wurdack	ab	2	0	16
<i>Tibouchina clinopodifolia</i> (DC.) Cogn.	hb	2	3	25
<i>Tibouchina pulchra</i> (Cham.) Cogn.	av	1	0	9
<i>Tibouchina regnellii</i> Cogn.	av	3	0	11
<i>Tibouchina trichopoda</i> (DC.) Baill.	av	4	0	107
<i>Tibouchina urvilleana</i> (DC.) Cogn.	ab	1	0	3

continua...

Táxon	Forma de vida	RN	RF	Número de interações
Myrsinaceae				
<i>Myrsine coriacea</i> (Sw.) R.Br. ex Roem. & Schult. *	av	5	4	nv
Myrtaceae				
<i>Marlierea obscura</i> Berg.	av	1	0	nv
<i>Psidium cattleianum</i> Sabine *	av	3	3	144
<i>Psidium guajava</i> L.	av	2	1	5
Nyctaginaceae				
Nyctaginaceae sp.1	ab,av	0	1	37
Nyctaginaceae sp.2	ab,av	2	0	4
Ochnaceae				
<i>Sauvagesia erecta</i> L.	hb	2	2	nv
Onagraceae				
<i>Ludwigia</i> sp.1	hb,sa	1	0	2
<i>Ludwigia</i> sp.2	hb,sa	2	0	10
<i>Ludwigia</i> sp.3	li	1	0	nv
Orchidaceae				
<i>Habenaria parviflora</i> Lindl.	hb	2	0	nv
Oxalidaceae				
<i>Oxalis debilis</i> Kunth	hb	0	3	25
Plantaginaceae				
<i>Conobea scoparioides</i> (Cham. & Schltdl.) Benth.	hb	2	0	20
<i>Achetaria ocymoides</i> (Cham. & Schltdl.) Wettst.	hb	1	2	10
Rosaceae				
<i>Rubus rosifolius</i> Sm. ex Baker	sa	0	3	243
Rubiaceae				
<i>Diodia saponariifolia</i> (Cham. & Schltdl.) K.Schum.	hb	3	3	25
<i>Psychotria leiocarpa</i> Cham. & Schltdl.	ab	1	2	4
<i>Spermacoce ocymifolia</i> Willd. ex Roem. & Schult.	hb,sa	3	4	39
<i>Spermacoce schumannii</i> (Standl. ex Bacigalupo) Delprete	li	1	1	12
Rubiaceae sp.1	li	3	2	7
Rubiaceae sp.2	hb	3	2	69
Salicaceae				
<i>Casearia sylvestris</i> Sw.	av	1	0	8
Sapindaceae				
<i>Paullinia meliifolia</i> Juss.	li	1	0	nv
Solanaceae				
<i>Acnistus arborescens</i> (L.) Schltdl. *	av,ab	0	3	104
<i>Solanum affine</i> Sendtn.	sa,hb	0	1	nv
<i>Solanum rufescens</i> Sendtn.	ab	0	1	7
Tiliaceae				
<i>Triumfetta semitriloba</i> Jacq.	ab	1	1	22
Urticaceae				
<i>Cecropia pachystachya</i> Trécul *	av	0	1	8
Verbenaceae				
<i>Cytharexylum myrianthum</i> Cham. *	av	0	1	nv
<i>Stachytarpheta maximiliani</i> Schauer	ab	0	3	225
Vitaceae				
<i>Cissus verticillata</i> (L.) Nicolson & C.E.Jarvis subsp. <i>verticillata</i>	li	1	0	27
Zingiberaceae				
<i>Hedychium coronarium</i> J.König	hb	5	3	34

Apêndice E. Espécies e morfoespécies de insetos que realizaram visitas legítimas às flores ao longo dos vinte meses de levantamento das interações planta-polinizador em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica (Antonina, Paraná, Brasil). As informações referentes à quantidade de parcelas amostrais por condição de manejo nas quais cada inseto foi registrado e ao número de interações realizadas se encontram nas últimas colunas. RN = regeneração natural; RF = reflorestamento.

Táxon	RN	RF	Número de interações
COLEOPTERA (besouros)			
CANTHARIDAE			
Cantharidae sp.	2	0	4
CHRYSOMELIDAE			
Chrysomelidae sp.	0	2	2
Cassidinae			
Cassidini			
Cassidini sp.	1	0	1
Criocerinae			
Lemini			
<i>Lema</i> sp.01	1	1	3
<i>Lema</i> sp.02	0	1	1
<i>Lema</i> sp.03	0	2	2
<i>Lema</i> sp.04	1	1	2
Cryptocephalinae			
<i>Chlamisus</i> sp.	4	0	4
Cryptocephalinae sp.01	0	1	2
Cryptocephalinae sp.02	1	2	8
Cryptocephalinae sp.03	0	1	1
Eumolpinae			
Eumolpini			
<i>Chalcophana consobrina</i> Harold, 1874	1	0	1
<i>Colaspis</i> sp.01	3	2	6
<i>Colaspis</i> sp.02	0	1	1
Eumolpini sp.	0	1	1
Typophorini			
<i>Paria</i> sp.	0	1	1
<i>Typophorus</i> sp.	0	1	1
Galerucinae			
Galerucinae sp.01	0	3	7
Galerucinae sp.02	0	4	19
Alticini			
<i>Asphaera</i> sp.01	0	1	1
<i>Asphaera</i> sp.02	1	0	2
<i>Asphaera</i> sp.03	2	1	3
<i>Brasilaphthona</i> sp.	3	2	31
<i>Neothonaprima</i> sp.	3	2	13

continua...

Táxon	RN	RF	Número de interações
<i>Trichaltica</i> sp.	0	1	1
Alticini sp.01	1	0	1
Alticini sp.02	0	1	1
Alticini sp.03	1	0	1
Luperini			
<i>Diabrotica amoena</i> Dalman, 1923	0	1	1
<i>Diabrotica limitata</i> (Sahlberg, 1823)	0	2	2
<i>Diabrotica</i> sp.	2	1	5
Luperini sp.01	0	1	1
Luperini sp.02	0	3	7
Bruchinae			
Bruchinae sp.	0	2	3
CURCULIONIDAE			
Baridinae			
Apostasimerini			
<i>Diasthetus</i> sp.	1	0	1
Madopterina sp.01	1	1	2
Madopterina sp.02	1	0	1
Madopterina sp.03	1	1	2
Madopterina sp.04	1	1	2
Madarini			
<i>Microhinus</i> sp.	0	1	1
Madarini sp.01	1	0	1
Madarini sp.02	0	1	1
Ceutorhynchinae			
Cnemogonini			
<i>Asperauleutes</i> sp.	1	0	6
Cryptorhynchinae			
Cryptorhynchini			
<i>Phyrdenus</i> sp.	0	1	1
Curculioninae			
Acalyptini			
<i>Phyllotrox</i> sp.	1	2	5
Anthonomini			
<i>Anthonomus</i> sp.01	1	0	1
<i>Anthonomus</i> sp.02	1	0	2
Entiminae			
Naupactini			
<i>Naupactus</i> sp.	0	1	1
Erirhininae			
Stenopelmini			
<i>Oryzophagus oryzae</i> (Costa Lima, 1936)	0	1	1
Molytinae			
Conotrachelini			
<i>Pheloconus</i> sp.	0	1	1
ELATERIDAE			
Elaterinae			
Pomachiliini			
<i>Deromecus</i> sp.01	1	0	1
<i>Deromecus</i> sp.02	0	1	1
LAMPYRIDAE			

continua...

Táxon	RN	RF	Número de interações
Lampyridae sp.	1	0	1
MORDELLIDAE			
Mordellinae			
Mordellistenini			
<i>Mordellistena</i> sp.01	2	0	4
<i>Mordellistena</i> sp.02	1	1	2
NITIDULIDAE			
Nitidulinae			
<i>Camptodes</i> sp.	0	2	2
OEDEMERIDAE			
Oedemeridae sp.	0	1	1
SCARABAEIDAE			
Rutelinae			
Rutelini			
<i>Macraspis</i> sp.	1	0	1
STAPHYLINIDAE			
Paederinae			
Paederinae sp.	0	1	1
TENEBRIONIDAE			
Stenochiinae			
Stenochiini			
<i>Strongylium</i> sp.	1	0	1
DIPTERA (sirfídeos)			
SYRPHIDAE			
Eristalinae			
<i>Copestylum</i> sp.01	6	6	101
<i>Copestylum</i> sp.02	0	1	1
<i>Copestylum</i> sp.03	0	2	3
<i>Copestylum</i> sp.04	0	1	1
<i>Copestylum</i> sp.05	5	5	38
<i>Copestylum</i> sp.06	0	1	1
<i>Copestylum</i> sp.07	2	6	13
<i>Copestylum</i> sp.08	0	2	3
<i>Copestylum</i> sp.09	0	5	12
<i>Copestylum</i> sp.10	1	1	3
<i>Copestylum</i> sp.11	0	1	2
<i>Copestylum</i> sp.12	1	2	4
<i>Copestylum</i> sp.13	0	1	1
<i>Copestylum</i> sp.14	1	0	1
<i>Copestylum</i> sp.15	1	0	1
<i>Copestylum</i> sp.16	0	1	1
<i>Copestylum</i> sp.17	0	1	1
<i>Ornidia obesa</i> (Fabricius, 1775)	5	6	30
<i>Palpada agrorum</i> (Fabricius, 1787)	4	2	25
<i>Palpada conica</i> (Fabricius, 1805)	4	3	17
<i>Palpada expicta</i> (Walker, 1860)	2	0	2
<i>Palpada fasciata</i> (Wiedemann, 1819)	2	2	4
<i>Palpada furcata</i> (Wiedemann, 1819)	4	1	6
<i>Palpada geniculata</i> (Fabricius, 1805)	2	3	12
<i>Palpada melanaspis</i> (Wiedemann, 1830)	1	0	2
<i>Palpada urotaenia</i> (Curran, 1930)	1	0	5

continua...

Táxon	RN	RF	Número de interações
<i>Palpada</i> sp.nova1	1	1	2
<i>Palpada</i> sp.nova2	1	0	1
<i>Palpada</i> sp.nova3	1	0	1
<i>Palpada</i> sp.nova4	1	0	1
Syrphinae			
<i>Allograpta</i> sp.01	2	0	3
<i>Allograpta</i> sp.02	0	1	1
<i>Allograpta</i> sp.03	0	1	1
<i>Allograpta</i> sp.04	0	1	1
<i>Leucopodella gracilis</i> (Williston, 1891)	0	2	2
<i>Ocyptamus antiphates</i> (Walker, 1849)	3	1	7
<i>Ocyptamus</i> sp.01	3	2	9
<i>Ocyptamus</i> sp.02	0	1	2
<i>Ocyptamus</i> sp.03	1	0	1
<i>Ocyptamus</i> sp.04	1	1	2
<i>Ocyptamus</i> sp.05	0	1	2
<i>Pseudodoros clavatus</i> (Fabricius, 1794)	3	3	12
<i>Salpingogaster nigra</i> Schiner, 1868	4	2	75
<i>Toxomerus basalis</i> (Walker, 1836)	3	5	28
<i>Toxomerus croesus</i> (Hull, 1940)	0	2	3
<i>Toxomerus difficilis</i> (Curran, 1930)	1	1	2
<i>Toxomerus dispar</i> (Fabricius, 1794)	4	1	11
<i>Toxomerus floralis</i> (Fabricius, 1798)	3	0	6
<i>Toxomerus funestus</i> (Doesburg, 1966)	2	1	5
<i>Toxomerus intermedius</i> (Hull, 1949)	1	0	1
<i>Toxomerus lacrymosus</i> (Bigot, 1884)	1	1	5
<i>Toxomerus laenas</i> (Walker, 1852)	4	2	19
<i>Toxomerus mosaicus</i> Borges & Couri, 2009	0	1	1
<i>Toxomerus norma</i> (Curran, 1930)	6	3	19
<i>Toxomerus pictus</i> (Macquart, 1842)	5	5	48
<i>Toxomerus politus</i> (Say, 1823)	2	1	5
<i>Toxomerus productus</i> (Curran, 1930)	4	3	21
<i>Toxomerus pulchellus</i> (Macquart, 1846)	1	1	2
<i>Toxomerus sylvaticus</i> (Hull, 1943)	2	2	9
<i>Toxomerus virgulatus</i> (Macquart, 1850)	6	5	199
<i>Toxomerus watsoni</i> (Curran, 1930)	1	2	6
<i>Toxomerus</i> aff. <i>paraduplicatus</i>	1	0	1
<i>Toxomerus</i> aff. <i>steatogaster</i>	4	5	40
<i>Toxomerus</i> sp.01	2	3	40
<i>Toxomerus</i> sp.02	5	1	17
<i>Toxomerus</i> sp.03	2	0	3
<i>Toxomerus</i> sp.04	2	0	2
<i>Toxomerus</i> sp.05	1	1	2
<i>Toxomerus</i> sp.06	2	0	3
<i>Toxomerus</i> sp.07	2	0	4
<i>Toxomerus</i> sp.08	1	0	1
<i>Toxomerus</i> sp.09	1	1	2
<i>Toxomerus</i> sp.10	1	0	1
<i>Toxomerus</i> sp.11	0	1	1
<i>Toxomerus</i> sp.12	2	0	3
<i>Toxomerus</i> sp.13	2	0	2

continua...

Táxon	RN	RF	Número de interações
<i>Toxomerus</i> sp.14	1	0	1
<i>Toxomerus</i> sp.15	2	0	2
<i>Toxomerus</i> sp.16	0	1	1
DIPTERA (outros)			
Diptera sp.01	1	1	2
Diptera sp.02	1	3	4
Diptera sp.03	1	0	1
Diptera sp.04	1	0	1
Diptera sp.05	1	0	1
Diptera sp.06	1	1	2
Diptera sp.07	1	0	1
AGROMYZIDAE			
Agromyzidae sp.	1	0	1
ANTHOMIIDAE			
Anthomiidae sp.	1	0	2
ASILIDAE			
Asilidae sp.01	0	1	2
Asilidae sp.02	0	1	1
BIBIONIDAE			
Bibionidae sp.01	1	0	1
Bibionidae sp.02	1	0	1
BLEPHARICERIDAE			
Blephariceridae sp.01	1	0	1
Blephariceridae sp.02	0	1	3
CALLIPHORIDAE			
Calliphoridae sp.	0	1	1
CECIDOMYIIDAE			
Cecidomyiidae sp.01	1	0	1
Cecidomyiidae sp.02	1	0	1
CERATOPOGONIDAE			
Ceratopogonidae sp.	2	1	3
CHLOROPIDAE			
Chloropidae sp.01	2	1	24
Chloropidae sp.02	1	0	4
Chloropidae sp.03	2	0	2
Chloropidae sp.04	1	0	1
Chloropidae sp.05	3	0	3
CONOPIDAE			
<i>Stylogaster</i> sp.	2	4	15
CULICIDAE			
<i>Aedes</i> sp.	0	1	1
<i>Toxorhynchites (Lynchiella) theobaldi</i> (Dyar. & Knab, 1906)	0	1	2
<i>Wyeomyia (Phoneomyia) aff. galvaei</i>	0	1	1
<i>Wyeomyia (Phoneomyia) incaudata</i> (Root, 1928)	0	1	1
DOLICHOPODIDAE			
Dolichopodidae sp.01	0	1	1
Dolichopodidae sp.02	0	1	1
Dolichopodidae sp.03	1	1	4
DROSOPHILIDAE			
Drosophilidae sp.01	0	1	1
Drosophilidae sp.02	0	1	1

continua...

Táxon	RN	RF	Número de interações
EPHYDRIDAE			
Ephydridae sp.	0	1	1
LAUXANIIDAE			
Lauxaniidae sp.01	3	1	6
Lauxaniidae sp.02	0	1	1
Lauxaniidae sp.03	0	1	1
Lauxaniidae sp.04	0	1	1
Lauxaniidae sp.05	0	1	1
Lauxaniidae sp.06	1	2	3
Lauxaniidae sp.07	1	0	1
Lauxaniidae sp.08	1	0	1
Lauxaniidae sp.09	0	1	1
Lauxaniidae sp.10	0	1	1
LIMONIIDAE			
Limoniidae sp.01	1	0	1
Limoniidae sp.02	1	0	1
MILICHIIDAE			
Milichiidae sp.01	1	0	2
Milichiidae sp.02	1	0	3
MUSCIDAE			
Coenosiinae sp.	2	1	3
Muscidae sp.01	1	0	1
Muscidae sp.02	1	0	1
Muscidae sp.03	1	0	1
Muscidae sp.04	0	1	1
Muscidae sp.05	1	1	3
PHORIDAE			
Phoridae sp.01	0	1	1
Phoridae sp.02	0	2	2
Phoridae sp.03	0	1	1
PIPUNCULIDAE			
Pipunculidae sp.	1	0	1
RHAGIONIDAE			
Rhagionidae sp.	1	0	1
RICHARDIIDAE			
Richardiidae sp.	1	0	1
SARCOPHAGIDAE			
Sarcophagidae sp.01	1	0	1
Sarcophagidae sp.02	1	1	3
Sarcophagidae sp.03	0	1	1
Sarcophagidae sp.04	1	0	1
Sarcophagidae sp.05	1	0	3
Sarcophagidae sp.06	1	0	1
Sarcophagidae sp.07	2	1	7
Sarcophagidae sp.08	1	0	2
SCIOMYZIDAE			
Sciomyzidae sp.	1	0	1
SEPSIDAE			
Sepsidae sp.	0	1	1
SIMULIIDAE			
Simuliidae sp.01	1	0	1

continua...

Táxon	RN	RF	Número de interações
Simuliidae sp.02	0	1	1
SPHAEROCERIDAE			
Sphaeroceridae sp.	1	0	3
TACHINIDAE			
Tachinidae sp.01	1	0	1
Tachinidae sp.02	1	0	2
Tachinidae sp.03	0	2	2
Tachinidae sp.04	2	0	2
Tachinidae sp.05	2	1	9
Tachinidae sp.07	0	1	1
Tachinidae sp.08	1	0	1
Tachinidae sp.09	1	0	1
Tachinidae sp.10	0	1	1
Tachinidae sp.11	1	0	1
Tachinidae sp.12	1	0	2
Tachinidae sp.13	1	0	1
Tachinidae sp.14	1	0	1
TEPHRITIDAE			
Tephritidae sp.01	0	1	1
Tephritidae sp.02	0	1	1
HYMENOPTERA (abelhas)			
APIDAE			
Apinae			
Apini			
<i>Apis mellifera</i> Linnaeus, 1758	6	6	315
Bombini			
<i>Bombus brasiliensis</i> Lepeletier, 1836	5	5	42
<i>Bombus morio</i> (Swederus, 1787)	5	6	143
<i>Bombus pauloensis</i> Friese, 1913	4	4	75
Centridini			
<i>Centris similis</i> (Fabricius, 1804)	1	0	1
<i>Centris (Melacentris)</i> sp.	2	0	2
Eucerini			
<i>Melissoptila setigera</i> Urban, 1998	0	1	1
<i>Thygater analis</i> (Lepeletier, 1841)	0	2	3
<i>Thygater armandoi</i> Urban, 1999	1	1	2
<i>Thygater palliventris</i> (Friese, 1908)	0	1	1
<i>Trichocerapis mirabilis</i> (Smith, 1865)	1	0	1
Euglossini			
<i>Euglossa annectans</i> Dressler, 1982	1	2	3
<i>Euglossa stellfeldi</i> Moure, 1947	0	1	1
Exomalopsini			
<i>Exomalopsis tomentosa</i> Friese, 1899	0	1	2
<i>Exomalopsis</i> sp.	1	0	1
Meliponini			
<i>Cephalotrigona capitata</i> (Smith, 1854)	0	2	2
<i>Melipona bicolor</i> Lepeletier, 1836	1	1	3
<i>Melipona marginata</i> Lepeletier, 1836	2	3	7
<i>Melipona mondury</i> Smith, 1863	2	2	7
<i>Melipona quadrifasciata</i> Lepeletier, 1836	2	0	10
<i>Partamona helleri</i> (Friese, 1900)	3	3	115

continua...

Táxon	RN	RF	Número de interações
<i>Plebeia remota</i> (Holmberg, 1903)	0	1	1
<i>Plebeia</i> cfr. <i>droryana</i>	1	3	31
<i>Scaptotrigona</i> cfr. <i>xanthotricha</i>	1	3	19
<i>Tetragonisca angustula</i> (Latreille, 1811)	3	1	30
<i>Trigona braueri</i> Friese, 1900	1	2	11
<i>Trigona spinipes</i> (Fabricius, 1793)	6	3	61
Rhathymini			
<i>Rhathymus</i> sp.	0	2	2
Tapinotaspidini			
<i>Lophopedia minor</i> Aguiar, 2009	1	0	3
<i>Lophopedia pygmaea</i> (Schrottky, 1902)	1	0	2
<i>Paratetrapedia fervida</i> (Smith, 1879)	4	2	19
<i>Trigonopedia ferruginea</i> (Friese, 1899)	0	2	4
Xylocopini			
Ceratinina			
<i>Ceratina</i> (<i>Ceratinula</i>) sp.01	2	3	58
<i>Ceratina</i> (<i>Ceratinula</i>) sp.02	3	6	99
<i>Ceratina</i> sp.03	0	3	7
<i>Ceratina</i> sp.04	0	1	2
Xylocopini			
Xylocopina			
<i>Xylocopa artifex</i> Smith, 1874	0	2	3
<i>Xylocopa brasiliatorum</i> Cockerell, 1914	3	3	7
<i>Xylocopa frontalis</i> Olivier, 1789	3	3	21
<i>Xylocopa suspecta</i> Moure & Camargo, 1988	2	1	4
Colletinae			
Colletini			
<i>Colletes rugicollis</i> Friese, 1900	0	1	1
Hylaeini			
<i>Hylaeus</i> sp.01	0	1	1
<i>Hylaeus</i> sp.02	0	1	2
<i>Hylaeus</i> sp.03	0	1	1
<i>Hylaeus</i> sp.04	0	1	1
Paracolletini			
<i>Niltonia virgili</i> Moure, 1964	1	0	7
<i>Perditomorpha</i> sp.	0	1	12
Halictinae			
Augochlorini			
<i>Ariphanarthra palpalis</i> Moure, 1951	0	1	1
<i>Augochlora cephalica</i> (Moure, 1941)	5	2	36
<i>Augochlora cydippe</i> (Schrottky, 1910)	1	1	3
<i>Augochlora foxiana</i> Cockerell, 1900	1	0	1
<i>Augochlora morrae</i> Strand, 1910	2	1	6
<i>Augochlora thusnelda</i> (Schrottky, 1909)	1	2	3
<i>Augochlora</i> sp.01	0	1	1
<i>Augochlora</i> sp.02	4	1	6
<i>Augochlora</i> sp.03	2	0	3
<i>Augochlora</i> sp.04	0	1	1
<i>Augochlora</i> sp.05	1	0	1
<i>Augochlora</i> sp.06	0	1	1
<i>Augochlora</i> sp.07	0	1	1

continua...

Táxon	RN	RF	Número de interações
<i>Augochlorella ephyra</i> (Schrottky, 1910)	1	2	3
<i>Augochlorella urania</i> (Smith, 1853)	0	2	4
<i>Augochloropsis brachycephala</i> Moure, 1943	5	3	27
<i>Augochloropsis cleopatra</i> (Schrottky, 1902)	5	0	30
<i>Augochloropsis rotalis</i> (Vachal, 1903)	3	2	8
<i>Augochloropsis sparsilis</i> (Vachal, 1903)	0	2	11
<i>Augochloropsis</i> cfr. <i>cockerelli</i>	1	0	3
<i>Augochloropsis</i> cfr. <i>patens</i>	3	4	40
<i>Augochloropsis</i> sp.01	3	0	5
<i>Augochloropsis</i> sp.02	6	4	136
<i>Augochloropsis</i> sp.03	3	3	17
<i>Augochloropsis</i> sp.04	4	5	36
<i>Augochloropsis</i> sp.05	3	2	5
<i>Augochloropsis</i> sp.06	1	0	1
<i>Augochloropsis</i> sp.07	1	0	1
<i>Augochloropsis</i> sp.08	1	0	2
<i>Ceratalictus</i> sp.	2	2	8
<i>Neocorynura melamptera</i> Moure, 1943	1	0	1
<i>Neocorynura oiospermi</i> (Schrottky, 1909)	0	2	2
<i>Pseudaugochlora callaina</i> Almeida, 2008	1	0	1
<i>Pseudaugochlora indistincta</i> Almeida, 2008	0	1	2
Halictini			
Caenohalictina			
<i>Pseudagapostemon arenarius</i> (Schrottky, 1902)	1	0	3
Halictina			
<i>Dialictus guaruvae</i> Moure, 1987	0	1	1
<i>Dialictus</i> cfr. <i>micheneri</i>	1	2	10
<i>Dialictus</i> sp.01	1	0	3
<i>Dialictus</i> sp.02	0	1	7
Megachilinae			
Anthidiini			
<i>Hypanthidium divaricatum</i> (Smith, 1854)	2	0	5
Megachilini			
<i>Coelioxys (Acrocoelioxys) laevigata</i> Smith, 1854	1	0	1
<i>Coelioxys (Acrocoelioxys) tolteca</i> Cresson, 1878	3	0	4
<i>Coelioxys (Acrocoelioxys) otomita</i> Cresson, 1878	1	0	1
<i>Megachile (Austromegachile) fascialis</i> Vachal, 1909	1	0	1
<i>Megachile (Austromegachile) susurrans</i> Haliday, 1836	4	4	15
<i>Megachile (Austromegachile) trigonaspis</i> Schrottky, 1913	1	0	1
<i>Megachile (Chrysosarus) pseudanthidioides</i> Moure, 1943	0	1	2
<i>Megachile (Moureapis) maculata</i> Smith, 1853	0	1	2
<i>Megachile (Pseudocentron) curvipes</i> Smith, 1853	1	0	1
<i>Megachile (Pseudocentron) nudiventris</i> Smith, 1853	3	1	12
<i>Megachile (Pseudocentron) subcingulata</i> Moure, 1945	1	2	3
<i>Megachile (Ptilosaurus) sp.</i>	1	0	1
<i>Megachile (Trichurochile) cachoeirensis</i> Schrottky, 1920	1	0	1
HYMENOPTERA (vespas)			
BRACONIDAE			
Agathidinae			
<i>Alabagrus</i> sp.	0	1	1
Braconinae			

continua...

Táxon	RN	RF	Número de interações
<i>Bracon</i> sp.	1	0	1
Euphorinae			
Euphorinae sp.	1	0	1
Microgastrinae			
<i>Alphomelon</i> sp.	1	0	1
CHALCIDIDAE			
<i>Brachymeria</i> sp.	0	1	1
<i>Conura</i> sp.01	0	1	1
<i>Conura</i> sp.02	1	0	1
<i>Conura</i> sp.03	1	0	1
CRABRONIDAE			
Crabroninae			
<i>Ectemnius carinatus</i> (Smith, 1873)	1	0	2
<i>Entomocrabro guairanus</i> Leclercq, 2006	0	1	1
<i>Larra godmani</i> Cameron, 1889	3	0	10
<i>Liris</i> sp.	1	0	2
Philanthinae			
<i>Trachypus romandi</i> (Saussure, 1854)	0	1	1
EULOPHIDAE			
Eulophidae sp.01	1	0	1
Eulophidae sp.02	1	0	1
Eulophidae sp.03	1	0	1
EURYTOMIDAE			
Eurytomidae sp.	1	0	1
FIGITIDAE			
Eucoilinae sp.	1	0	1
<i>Odonteucoila</i> sp.	1	0	1
ICHNEUMONIDAE			
Ichneumonidae sp.	0	1	1
Cryptinae			
Cryptinae sp.	1	0	1
Pimplinae			
<i>Neotheronia</i> sp.	0	1	1
PLATYGASTRIDAE			
Platygastridae sp.	1	0	1
POMPILIDAE			
<i>Anoplius</i> sp.	2	0	12
<i>Paracyphononyx</i> spp.	1	0	4
<i>Pepsis amyntas</i> Mocsary, 1885	1	1	2
<i>Pepsis flavescens</i> Lucas, 1895	0	1	1
<i>Priochilus</i> sp.	1	0	3
PTEROMALIDAE			
Pteromalidae sp.01	1	0	1
Pteromalidae sp.02	0	1	1
Pteromalidae sp.03	1	0	1
Scelionidae			
<i>Probaryconus</i> sp.	0	1	1
SPHECIDAE			
<i>Isodontia cyanipennis</i> (Fabricius, 1793)	1	0	2
<i>Isodontia</i> spp.	3	1	7
<i>Sceliphron fistularium</i> (Dahlbom, 1843)	1	0	2

continua...

Táxon	RN	RF	Número de interações
<i>Sphex dorsalis</i> Lepeletier, 1845	1	0	1
TRIGONALIDAE			
<i>Trigonalys</i> sp.	1	0	1
VESPIDAE			
Eumeninae			
<i>Alphamenes incertus</i> (Saussure, 1875)	3	1	7
<i>Alphamenes</i> sp.	1	0	1
<i>Hypancistrocerus coxalis</i> (Fox, 1902)	3	0	4
<i>Hypancistrocerus</i> sp.	1	0	1
<i>Minixi suffusum</i> (Fox, 1899)	0	1	1
<i>Montezumia cortesia</i> Saussure, 1852	1	0	5
<i>Omicron aurantiopictum</i> Soika, 1978	1	0	2
<i>Omicron</i> cfr. <i>bertonii</i>	1	2	8
<i>Omicron gondwanianum</i> Soika, 1978	4	3	16
<i>Omicron paranympus</i> (Zavattari, 1912)	2	0	3
<i>Omicron</i> sp.01	1	0	1
<i>Omicron</i> sp.02	2	0	3
<i>Pachodynerus brevithorax</i> (Saussure, 1852)	2	0	2
<i>Pachodynerus nasidens</i> (Latreille, 1812)	2	0	7
<i>Pachodynerus serrulatus</i> Brèthes, 1920	3	0	3
<i>Pachymenes picturatus</i> (Fox, 1899)	2	1	11
<i>Pirhosigma mearimense</i> (Zavattari, 1912)	2	0	3
<i>Pseudodynerus subapicalis</i> (Fox, 1902)	1	0	1
<i>Santamenes novarae</i> (Saussure, 1867)	1	1	3
<i>Zethus cinerascens</i> Saussure, 1856	0	1	1
<i>Zethus fuscus</i> (Perty, 1833)	2	0	3
<i>Zethus nutans</i> Zavattari, 1913	1	0	1
<i>Zethus schrottkyanus</i> Ihering, 1911	1	0	1
<i>Zethus smithii</i> Saussure, 1856	1	0	1
<i>Zethus</i> sp.	1	0	4
Polistinae			
<i>Agelaia vicina</i> (Saussure, 1854)	0	2	10
<i>Brachygastra augusti</i> (Saussure, 1854)	1	1	4
<i>Brachygastra fistulosa</i> Naumann, 1968	1	0	1
<i>Brachygastra lecheguana</i> (Latreille, 1824)	5	6	48
<i>Mischocyttarus rotundicollis</i> (Cameron, 1912)	4	1	16
<i>Parachartergus pseudapicalis</i> Willink, 1959	1	1	3
<i>Polistes actaeon</i> Haliday, 1836	3	0	13
<i>Polistes carnifex</i> (Fabricius, 1775)	0	1	1
<i>Polistes versicolor</i> (Olivier, 1792)	3	2	10
<i>Polybia bifasciata</i> Saussure, 1854	1	0	6
<i>Polybia fastidiosuscula</i> Saussure, 1854	0	2	8
<i>Polybia ignobilis</i> (Haliday, 1836)	1	0	1
<i>Polybia jurinei</i> Saussure, 1854	3	0	8
<i>Polybia lugubris</i> Saussure, 1854	1	1	2
<i>Polybia platycephala sylvestris</i> Richards, 1978	6	3	39
<i>Polybia sericea</i> (Olivier, 1792)	2	0	17
<i>Protopolybia sedula</i> (Saussure, 1854)	1	2	3
<i>Synoeca cyanea</i> (Fabricius, 1775)	2	2	10
LEPIDOPTERA (borboletas)			
<i>Lepidoptera</i> sp.1	1	0	1

continua...

Táxon	RN	RF	Número de interações
HESPERIIDAE			
Hesperiinae			
<i>Anthoptus epictetus</i> (Fabricius, 1793)	1	1	7
<i>Callimormus corades</i> (Felder, 1862)	4	3	25
<i>Cobalopsis miaba</i> (Schaus, 1902)	0	4	7
<i>Cobalopsis</i> sp.	0	1	1
<i>Cobalopsis</i> sp.nova	1	1	2
<i>Corticea corticea</i> (Plötz, 1882)	0	3	7
<i>Corticea lysias potex</i> Evans, 1955	4	2	21
<i>Corticea mendica</i> (Mabille, 1898)	1	1	2
<i>Cymaenes tripunctus theogenis</i> (Capronnier, 1874)	2	0	2
<i>Cymaenes uruba uruba</i> (Plötz, 1886)	0	3	15
<i>Cynea</i> sp.	0	1	1
<i>Eutocus vetulus matildae</i> (Hayward, 1941)	0	1	1
<i>Eutychide olympia</i> (Plötz, 1882)	1	0	1
<i>Gallio carasta</i> (Schaus, 1902)	0	1	1
<i>Hylephila phyleus phyleus</i> (Drury, 1773)	0	1	1
<i>Justinia justinianus</i> (Latreille, [1824])	0	1	1
<i>Mnasilus allubita</i> (Butler, 1877)	0	1	7
<i>Mnasitheus ritans</i> (Schaus, 1902)	0	2	5
<i>Morys geisa geisa</i> (Möschler, 1879)	0	2	3
<i>Panoquina fusina</i> (Hewitson, 1868)	0	1	1
<i>Panoquina lucas</i> (Fabricius, 1793)	2	1	3
<i>Panoquina ocola ocola</i> (Edwards, 1863)	1	2	3
<i>Panoquina trix</i> Evans, 1955	0	1	1
<i>Papias phainis</i> Godman, 1900	0	1	1
<i>Perichares philetes</i> (Gmelin, [1790])	0	1	1
<i>Pompeius pompeius</i> (Latreille, [1824])	1	1	2
<i>Sodalia coler</i> (Schaus, 1902)	0	1	1
<i>Sodalia dimassa</i> (Hewitson, 1876)	1	3	10
<i>Vehilius celeus vetus</i> Mielke, 1969	1	0	1
<i>Vehilius stictomenes stictomenes</i> (Butler, 1877)	2	1	10
<i>Vettius</i> sp.	1	0	1
<i>Virga austrinus</i> (Hayward, 1934)	0	2	7
Pyrginae			
Eudamini			
<i>Aguna asander asander</i> (Hewitson, 1867)	1	1	3
<i>Astraptes chiriquensis oenander</i> (Hewitson, 1876)	2	1	4
<i>Autochton zarex</i> (Hübner, 1818)	2	2	12
<i>Codattractus aminias</i> (Hewitson, 1867)	1	0	1
<i>Nascus solon</i> (Plötz, 1882)	1	0	1
<i>Phanus australis</i> Miller, 1965	1	0	1
<i>Polygonus savigny savigny</i> (Latreille, [1824])	2	1	7
<i>Polythrix octomaculata</i> (Sepp, [1844])	1	0	1
<i>Ridens fulima</i> Evans, 1952	0	1	1
<i>Typhedanus stylites</i> (Herrich-Schäffer, 1869)	0	1	1
<i>Udranomia orcinus</i> (C. & R. Felder, 1867)	0	1	1
<i>Urbanus dorantes dorantes</i> (Stoll, 1790)	2	2	14
<i>Urbanus esta</i> Evans, 1952	1	1	3
<i>Urbanus procne</i> (Plötz, 1880)	1	0	1
<i>Urbanus proteus</i> (Linnaeus, 1758)	1	1	2

continua...

Táxon	RN	RF	Número de interações
<i>Urbanus simplicius</i> (Stoll, 1790)	4	2	9
<i>Urbanus teleus</i> (Hübner, 1821)	1	3	10
Pyrgini			
<i>Cycloglypha thrasibulus thrasibulus</i> (Fabricius, 1793)	0	1	1
<i>Ebrietas infanda</i> (Butter, 1877)	1	0	1
<i>Heliopetes alana</i> (Reakirt, 1868)	0	1	1
<i>Pyrgus orcus</i> (Stoll, 1780)	0	1	1
<i>Quadrus cerialis</i> (Stoll, 1782)	0	2	2
<i>Telemiades epicalus</i> Hübner, [1819]	1	0	1
<i>Trina geometrina geometrina</i> (C. & R. Felder, 1867)	0	1	2
NYMPHALIDAE			
Heliconiinae			
Acraeini			
<i>Actinote carycina</i> Jordan, 1913	2	1	5
Heliconiini			
<i>Eueides isabella dianasa</i> (Hübner, [1806])	1	0	1
<i>Heliconius erato phyllis</i> (Fabricius, 1775)	0	1	1
<i>Heliconius ethilla narcaea</i> (Godart, 1819)	0	1	2
Ithomiinae			
Dircennini			
<i>Dircenna dero rhoeo</i> C. & R. Felder, 1860	1	0	1
<i>Episcada hymenaea hymenaea</i> (Prittwitz, 1865)	0	1	1
Godryridini			
<i>Pseudoscada erruca</i> (Hewitson, 1855)	0	1	1
Ithomiini			
<i>Ithomia drymo</i> Hübner, 1816	0	2	12
<i>Placidina euryanassa</i> (C. & R. Felder, 1860)	1	2	30
Mechanitini			
<i>Mechanitis lysimnia lysimnia</i> (Fabricius, 1793)	2	0	2
Melinaeini			
<i>Melinaea ludovica paraiya</i> Reakirt, 1866	1	0	1
Napeogenini			
<i>Epityches eupompe</i> (Geyer, 1832)	0	1	1
Limenitidinae			
Limenitidini			
<i>Adelpha cytherea aea</i> (C. & R. Felder, 1867)	1	0	1
Nymphalinae			
Kallimini			
<i>Anartia amathea roeselia</i> (Eschscholtz, 1821)	2	1	28
<i>Anartia jatrophae jatrophae</i> (Linnaeus, 1763)	2	0	2
<i>Junonia evarete</i> (Cramer, 1779)	1	0	1
Satyrinae			
Satyrini			
<i>Capronnieria galesus</i> (Godart, [1824])	4	0	4
<i>Hermeuptychia hermes</i> (Fabricius, 1775)	1	1	4
<i>Pareuptychia summandosa</i> (Gosse, 1880)	0	2	2
PIERIDAE			
Coliadinae			
<i>Anteos menippe</i> (Hübner, [1818])	0	1	2
<i>Eurema albula albula</i> (Cramer, 1775)	0	2	4
<i>Phoebis argante</i> (Fabricius, 1775)	0	1	3

continua...

Táxon	RN	RF	Número de interações
<i>Phoebis philea</i> (Linnaeus, 1763)	0	1	1
Dismorphiinae			
<i>Dismorphia amphione astynome</i> (Dalman, 1823)	0	1	2
LEPIDOPTERA (mariposas)			
ARCTIIDAE			
Arctiinae			
Ctenuchini			
<i>Aethria carnicauda</i> (Butler, 1876)	0	1	1
<i>Antichloris eriphia</i> (Fabricius, 1777)	1	0	2
<i>Belemnia</i> sp.	1	0	1
<i>Ctenucha braganza</i> (Schaus, 1892)	1	1	4
<i>Ctenucha mortia</i> Schaus 1901	1	1	2
<i>Dinia eagrus</i> (Cramer, [1779])	1	1	2
<i>Euagra coelestina</i> Cramer, 1782	0	1	3
<i>Loxomima imitans</i> Draudt, 1915	1	0	1
<i>Phoenicoprocta teda</i> Walker, 1854	2	2	9
<i>Pseudosphex</i> sp.	0	1	1
<i>Saurita</i> sp.	0	1	1
<i>Trichura dixanthia</i> Hampson, 1898	1	1	2
<i>Trichura</i> sp.	1	1	4
<i>Tipulodes ima</i> Boisduval, 1832	1	3	5
CRAMBIDAE			
Crambidae sp.	2	1	4
Pyraustinae			
Spilomelini			
<i>Herpetogramma</i> sp.	2	0	2
<i>Mimudea</i> sp.	1	0	1
<i>Syngamia florella</i> (Cramer, 1781)	2	0	4
SESIIDAE			
Sesiinae			
Synanthedonini			
Synanthedonini sp.	1	0	1
SPHINGIDAE			
Macroglossinae			
Dilophonotini			
<i>Aellopos ceculus</i> (Cramer, 1777)	1	1	2

CAPÍTULO 2

Efeito da estrutura da vegetação sobre as propriedades de
redes planta-polinizador em áreas sucessionais iniciais de
Floresta Atlântica

Efeito da estrutura da vegetação sobre as propriedades de redes planta-polinizador em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica*

Resumo. Alterações na estrutura da vegetação florestal podem supostamente modificar características do habitat e afetar a topologia das redes planta-polinizador. Presume-se que seus efeitos nas interações se dêem através de mudanças na disponibilidade de recursos florais ou através de alterações na disponibilidade de microhabitats e de recursos não florais. O presente trabalho buscou entender como as diferenças estruturais da vegetação entre áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica afetam a diversidade de interações, equitatividade de interações, especialização de rede, conectância e aninhamento, utilizando doze redes planta-polinizador altamente resolvidas. Avaliou-se a influência da estrutura da vegetação na riqueza e abundância de visitantes florais bem como na riqueza de plantas floridas e densidade floral no estrato herbáceo-arbustivo. Os atributos estruturais da vegetação utilizados nos modelos de regressão foram: área basal, variância do diâmetro à altura do peito (DAP), altura máxima e densidade de indivíduos do dossel, e densidade de indivíduos do sub-bosque. O aumento na altura máxima ocasionou aumento na diversidade e equitatividade de interações e redução na especialização da rede, possivelmente devido à maior riqueza de espécies floridas proporcionada pelo incremento na complexidade da estrutura vertical. A redução na área basal ocasionou aumento na equitatividade de interações. A riqueza e abundância de insetos foram relacionadas negativamente à densidade do sub-bosque, e a abundância de insetos foi relacionada positivamente à variação do DAP dentro da parcela. Os modelos envolvendo riqueza de plantas floridas e densidade floral não foram significativos, indicando que os efeitos da estrutura da vegetação foram dados por alterações do habitat não

* Artigo organizado parcialmente de acordo com as normas da revista Oikos.

relacionadas à disponibilidade de flores. Desta forma, a estrutura da vegetação e a quantidade/qualidade de recursos florais devem exercer influências independentes sobre as redes planta-polinizador nas áreas amostradas.

Introdução

A crise global da polinização tem estimulado a busca por uma melhor compreensão dos fatores que determinam as interações planta-polinizador (Potts et al. 2003). Sabe-se que a estrutura das redes mutualísticas pode ser influenciada pela identidade das espécies presentes na comunidade (Kaiser-Bunbury et al. submetido), pela distribuição de abundância das espécies (Vázquez et al. 2009, Verdú and Valiente-Banuet 2011, Kaiser-Bunbury et al. submetido) e pelo acoplamento fenológico (Vázquez et al. 2009, Olesen et al. 2011, Encinas-Viso et al. 2012, Capítulo 1 desta tese), entre outros determinantes. Estes fatores são fortemente definidos por características do habitat onde as comunidades estão estabelecidas (Potts et al. 2003).

A persistência dos polinizadores em um dado habitat requer que as suas demandas ecológicas em escala fina estejam compreendidas no próprio local ou dentro dos limites de sua área de vida (Menz et al. 2011). Para muitos insetos, não se trata somente dos recursos florais, que proporcionam suprimento energético para adultos em geral e maturação dos tecidos reprodutivos em alguns grupos (Branquart and Hemptinne 2000), mas trata-se também de recursos tróficos para os estádios imaturos. As larvas de lepidópteros, por exemplo, tendem a se alimentar de plantas hospedeiras distintas das plantas que fornecem néctar aos adultos (Corbet 1995), enquanto as larvas de sirfídeos apresentam uma notável diversidade trófica, podendo ser principalmente saprófagas, predadoras ou fitófagas (Gilbert et al. 1994). Esta diversidade de hábitos alimentares demanda uma diversidade de microambientes. Além disso, os visitantes florais necessitam de recursos não relacionados à alimentação, tais como refúgios

(Corbet 1995, Ricarte et al. 2011, Frank et al. 2012), material para confecção dos ninhos (Potts et al. 2003) e substratos adequados para oviposição (Deans et al. 2007, Exeler et al. 2009, Ricarte et al. 2011, Williams 2011), os quais também devem estar próximos ao local de forrageamento. A disponibilidade de todos estes recursos está, em parte, ligada às condições microclimáticas do habitat, que são influenciadas pela estrutura da vegetação (Corbet 1995, Horgan 2002, Taki et al. 2010, Williams 2011).

A estrutura da vegetação em florestas tropicais refere-se à distribuição vertical e horizontal dos indivíduos (Bourgeron 1983), além de características arquiteturais quantitativas (Brunig 1983). Dentre os atributos estruturais de uma floresta, a área basal das árvores relaciona-se à produtividade do ecossistema (Brunig 1983, Jordan 1985), e uma maior área basal acarreta em maior sombreamento e umidade no habitat (Corbet 1995, Chazdon 2008), podendo interferir na diversidade floral próxima ao solo. Variações acentuadas entre os diâmetros das árvores podem ocasionar heterogeneidade na penetração de luz (Devoto et al. 2012), o que proporcionaria aos polinizadores microhabitats mais variados assim como manchas de recurso distribuídas de acordo com a disponibilidade de luz. Por outro lado, em alguns casos, esta luminosidade heterogênea permitiria a dominância de algumas espécies na comunidade (Alaback and Herman 1988, Devoto et al. 2012). A altura do dossel da floresta informa sobre a estratificação vertical (Ulyshen 2011), sendo que espécies com flores em diferentes alturas disponibilizariam nichos mais diversos para polinizadores, já que a frequência de algumas síndromes de polinização muda entre estratos (Rocca and Sazima 2007, Ramírez 2010). A densidade de árvores e arbustos proporciona estratificação horizontal, mas também é um forte determinante da quantidade de luz que incide nos estratos inferiores da vegetação (Ares et al. 2009), interferindo na abundância de flores (Pauw 2007, Devoto et al. 2012). Sendo assim, os efeitos da estrutura da vegetação nas interações planta-polinizador podem ser diretos, via mudanças nas condições de sombreamento, ventilação,

umidade e temperatura e consequentemente na disponibilidade de microhabitats, e podem ser indiretos, via mudanças na abundância, distribuição espacial e diversidade de recursos florais (Devoto et al. 2012), que interferem na atração de polinizadores (Steffan-Dewenter and Tschamntke 1997, 2001, Potts et al. 2003, Frankén and Nilsson 2008, Lomov et al. 2010, Castagneyrol and Jactel 2012).

Neste sentido, o presente trabalho buscou entender como as diferenças estruturais da vegetação entre áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica, um *hotspot* global de biodiversidade (Myers et al. 2000), afetam as interações planta-polinizador, utilizando como medida as seguintes propriedades de rede: diversidade de interações (diversidade de Shannon de interações), equitatividade de interações (equitatividade de Shannon de interações), especialização de rede (medida da amplitude de nicho na rede, através do índice H_2'), conectância (medida relacionada à redundância da rede) e aninhamento (medida do nível de assimetria e da proporção de generalistas na rede). Para compreender o efeito da estrutura florestal nestas métricas, avaliou-se também sua influência na riqueza e abundância de visitantes florais. Como a estrutura da vegetação pode afetar a disponibilidade de recursos florais (Devoto et al. 2012), testou-se ainda o efeito de atributos estruturais sobre a riqueza de plantas floridas e sua densidade floral no estrato herbáceo-arbustivo. Buscou-se, assim, avaliar se a influência da estrutura da vegetação sobre as interações planta-polinizador se dá via disponibilidade de flores ou mudança de outras características do habitat. Um avanço na compreensão do efeito da estrutura florestal sobre as interações planta-polinizador pode contribuir para o direcionamento das práticas de restauração visando a manutenção local de polinizadores e o sucesso da reprodução de plantas.

Material e métodos

Área de estudo e amostragem

A amostragem foi conduzida em duas reservas localizadas no município de Antonina, litoral norte do Paraná: Reserva Natural Rio Cachoeira (RNRC) e Reserva Natural Morro da Mina (RNMM). Estas reservas estão inseridas no maior remanescente de Floresta Atlântica Brasileira, que compreende um mosaico de áreas em diferentes estágios de sucessão ecológica (Ferretti and Britez 2005). Maiores detalhes sobre a área de estudo encontram-se no Capítulo 1 desta tese.

Dentro das duas reservas, doze parcelas de 14 metros de raio foram selecionadas em áreas restauradas: seis parcelas com quatro anos de idade e seis parcelas com seis anos de idade no início do levantamento. Estas áreas eram homogêneas quanto ao tipo de solo (todas em gleissolo) e submetidas a duas condições de manejo: regeneração natural e reflorestamento. Como o tipo de manejo não afetou as métricas de rede (ver Capítulo 1), estas parcelas foram utilizadas como réplicas, independentemente do método de restauração empregado.

O registro das interações planta-polinizador foi realizado mensalmente, de setembro/2009 a abril/2011, totalizando 20 meses em cada uma das parcelas amostrais. Os insetos foram capturados somente quando realizavam visitas legítimas, tocando as estruturas reprodutivas da flor. A coleta foi realizada com o auxílio de redes entomológicas e de escadas (no caso das árvores com altura superior a 2 m), no estrato compreendido entre 5 cm e 7 m acima do solo. As observações focais foram feitas das 7h às 18h, em repetições de 20 minutos. Cada espécie de planta florida / parcela / mês foi monitorada em períodos distribuídos ao longo do dia, durante aproximadamente duas horas. As interações planta-polinizador foram registradas para a comunidade total, exceto formigas, hemípteros, lianas inacessíveis, epífitas em geral e árvores com altura superior a 7 m.

Paralelamente ao registro das interações, foram coletadas informações referentes à estrutura da vegetação nas doze parcelas amostrais. Os indivíduos foram identificados em morfoespécies em campo e as medidas de diâmetro à altura do peito (DAP) e altura total foram obtidas dentro da parcela de 14 m de raio e de uma sub-parcela de 4 m de raio (delimitada com o mesmo centro da parcela maior). Na parcela de 14 m de raio foram medidas apenas árvores e arbustos com DAP superior a 5 cm. Os atributos obtidos a partir destas plantas foram referidos como características do dossel. Na sub-parcela de 4 m de raio foram medidas árvores e arbustos com DAP inferior a 5 cm e altura superior a 1,3 m. Os atributos destas plantas foram referidos como características do sub-bosque.

Além das características estruturais, informações referentes à disponibilidade de recursos florais foram registradas para o estrato herbáceo-arbustivo. Este estrato, na maioria dos casos, se encontrava abaixo das plantas amostradas na estrutura do sub-bosque. A riqueza de plantas visitadas por inseto foi amostrada e suas flores foram contabilizadas durante três meses, no período entre dezembro/2009 e março/2010 (correspondente ao verão), em datas próximas às observações focais de cada parcela. Para maiores detalhes quanto ao procedimento de contagem e estimação da densidade floral, ver Capítulo 1 desta tese.

As plantas foram identificadas por comparação a coleções de referência e com o auxílio de especialistas (ver Agradecimentos). Os insetos foram identificados até o menor nível taxonômico possível, utilizando chaves disponíveis na literatura, fazendo comparação com coleções de referência e ainda contando com o auxílio de especialistas nos diferentes grupos (ver Agradecimentos). O material-testemunha foi depositado no Herbário do Departamento de Botânica da Universidade Federal do Paraná (UPCB) e na coleção de Entomologia Pe. Jesus Santiago Moure, do Departamento de Zoologia da Universidade Federal do Paraná.

Análise de dados

Foram construídas matrizes de interação quantitativas a partir das interações observadas em cada parcela. Para cada uma das matrizes foram calculadas as seguintes métricas de rede: diversidade de interações (*DI*), equitatividade de interações (*EI*), especialização de rede (H_2'), conectância (*C*) e aninhamento (*NODF*).

O cálculo da diversidade de interações trata as interações como se fossem espécies ocorrendo em diferentes frequências (Devoto et al. 2012). A equitatividade de interações mede o quão bem distribuídas estão as interações em termos de frequência. Ambas as métricas foram calculadas baseando-se no índice de Shannon. A especialização de rede foi medida pelo índice H_2' , proposto por Blüthgen et al. (2006), que é calculado para matrizes quantitativas e matematicamente derivado da entropia de Shannon. Seus valores vão de 0 (máxima generalização) a 1 (máxima especialização). A conectância consiste na proporção das interações potenciais que são efetivamente realizadas, sendo um indicativo da redundância funcional de interações (Tylianakis et al. 2010). Estas quatro métricas de rede foram calculadas utilizando os pacotes *bipartite* (Dormann and Gruber 2012) e *ecolnet* (cedido por D. Vázquez) do programa R 2.15.1 (R Development Core Team 2012). Os valores observados de *DI*, *EI* e H_2' foram comparados com os respectivos valores obtidos em 1000 aleatorizações do modelo nulo cuja probabilidade de preenchimento da célula é proporcional à frequência de interação de ambos os parceiros mutualísticos (Vázquez and Aizen 2003). Neste modelo nulo, espécies que interagem mais abundantemente apresentam maior número esperado de interações. A conectância observada, por sua vez, foi comparada com a conectância obtida em 1000 aleatorizações do modelo nulo cuja probabilidade de interação é proporcional ao grau dos parceiros mutualísticos (Bascompte et al. 2003).

O aninhamento indica o nível de assimetria de especialização nas redes de interação e reflete a proporção de generalistas que as constituem. Por ser pouco sensível ao aumento do

esforço de amostragem e ter relativa importância na redução de extinções secundárias, esta métrica é considerada adequada para monitorar mudanças na estrutura das redes mutualísticas (Tylianakis et al. 2010). O aninhamento foi calculado no programa ANINHADO versão 3.0 (Guimarães and Guimarães 2006), usando *NODF* como medida do nível de aninhamento (Almeida-Neto et al. 2008). O aninhamento observado foi comparado com o aninhamento obtido em 1000 aleatorizações do modelo nulo que assume que a probabilidade de ocorrer interação é proporcional ao grau de generalização de ambas as espécies envolvidas (tipo CE em ANINHADO).

Buscando evitar que as comparações entre redes fossem tendenciadas pelas diferenças de tamanho, preenchimento e formato da matriz, todas as métricas foram padronizadas, como em Santamaría and Rodríguez-Gironés (2007), Schleuning et al. (2012), Trojelsgaard and Olesen (2013). A padronização foi realizada da seguinte maneira: $MR_{\text{padr}} = MR_{\text{obs}} - MR_{\text{aleat}}$ (onde: MR_{obs} = métrica de rede observada; MR_{aleat} = média das métricas obtidas das matrizes aleatórias). Apenas para aninhamento, o valor final da padronização foi dividido por 100, para que os valores resultantes ficassem entre 0 e 1. Somente os valores das métricas distintos do acaso (ver Material suplementar Apêndice A1) foram utilizados nas análises subsequentes.

Como não houve autocorrelação espacial nas propriedades de rede (Mantel: $r = -0,12$, $p > 0,05$) nem na estrutura da vegetação (Mantel: $r = -0,10$, $p > 0,05$), foi possível testar as relações entre estes dois grupos de variáveis sem incorporar o componente espacial nas análises. Como as variáveis descrevendo a estrutura do dossel e do sub-bosque podem covariar, foi realizada uma seleção dos atributos estruturais da vegetação com relevância ecológica, mas pouco correlacionados entre si ($r < 0,6$). Isto foi feito por meio de correlações de Pearson par-a-par. Os atributos selecionados foram: área basal dos indivíduos do dossel, variância do DAP dos indivíduos do dossel, altura máxima dos indivíduos do dossel, densidade de indivíduos do dossel e densidade de indivíduos do sub-bosque. A normalidade

de cada uma das variáveis foi testada por meio de Shapiro-Wilk, sendo que somente a altura máxima teve de ser transformada, utilizando-se logaritmo natural. Para avaliar o efeito da estrutura da vegetação sobre as propriedades das redes de interação, regressões múltiplas foram conduzidas entre cada uma das métricas de rede (variáveis dependentes) e as características estruturais da vegetação (variáveis independentes). Fatores de inflação de variância e normalidade dos resíduos foram testados, sendo que todos os pressupostos da análise de regressão múltipla foram atingidos. Para cada uma das métricas de rede foi selecionado o modelo com o menor número de variáveis independentes e o maior poder de explicação, com base no critério de informação de Akaike (AIC). Esta seleção de modelos foi feita por *stepwise*, com direção de retirada/entrada de variáveis, no programa R 2.15.1 (R Development Core Team 2012). O mesmo procedimento foi feito para os modelos de regressão múltipla gerados entre o conjunto dos atributos estruturais da vegetação e cada uma das variáveis resposta referentes aos insetos (riqueza de espécies e abundância) e à disponibilidade de recursos florais (riqueza de espécies de plantas floridas e densidade floral no estrato herbáceo-arbustivo). Estes modelos tiveram a finalidade de contribuir na interpretação dos efeitos da estrutura da vegetação nas métricas de rede. Devido aos atributos estruturais terem sido utilizados em muitos testes, o nível de significância foi corrigido pela técnica de Bonferroni ($\alpha = 0,006$).

Resultados

No período total de levantamento, foram registradas interações entre 76 espécies de plantas floridas e 509 espécies de insetos (ver Material suplementar do Capítulo 1). Redes individuais (por parcela amostral) apresentaram uma média (amplitude) de 19 (11–29) espécies de plantas floridas, 94 (39–139) espécies de insetos e 149 (56–230) interações em 308 (102–535) visitas. Quanto aos atributos estruturais da vegetação, as parcelas

apresentaram, em média, 0,07 indivíduos lenhosos/m² no estrato do dossel (com altura máxima média de 9,37) e 0,30 indivíduos lenhosos/m² no estrato do sub-bosque (ver Material suplementar Apêndice A1 para detalhes).

Dentre as regressões múltiplas utilizando as métricas de rede como variáveis resposta, apenas os modelos incluindo equitatividade de interações e especialização de rede foram significativos após correção de Bonferroni (Tabela 1). As características estruturais da vegetação explicaram, respectivamente, 61% e 74% das variações observadas nestas métricas de rede (Tabela 1).

O aumento na altura máxima e a redução na área basal do dossel ocasionaram um aumento na equitatividade de interações (Tabela 1). O aumento na altura máxima do dossel ocasionou uma redução na especialização da rede (Tabela 1). Houve ainda uma tendência de maior diversidade de interações em parcelas com maior altura máxima do dossel ($p < 0,05$), todavia não significativa após correção de Bonferroni (Tabela 1).

A riqueza de insetos foi negativamente relacionada à densidade do sub-bosque (Tabela 1). A abundância de insetos foi positivamente relacionada à variação do DAP dentro da parcela e negativamente à densidade do sub-bosque, embora este modelo tenha sido marginalmente significativo após correção de Bonferroni (Tabela 1).

Os modelos envolvendo riqueza de plantas floridas e densidade floral no estrato herbáceo-arbustivo não foram significativos (Tabela 1).

Discussão

A estrutura da vegetação influenciou a topologia das redes planta-polinizador, o que pode ter relação direta com as mudanças na riqueza e na abundância de visitantes florais. Contudo, este efeito foi ocasionado por alterações do habitat não relacionadas à disponibilidade de flores.

A ausência de efeito dos atributos estruturais da vegetação sobre a riqueza de plantas floridas e sua densidade floral difere do ocorrido em outros estudos (e.g., Pauw 2007, Devoto et al. 2012, Frank et al. 2012), sendo provável que as diferenças em termos de área basal, altura máxima, variância do DAP e densidade de lenhosas entre parcelas tenham sido demasiadamente sutis para interferir na disponibilidade de recursos florais nos estratos inferiores da vegetação. Portanto, aparentemente as plantas foram menos sensíveis às variações estruturais, já que a resposta das mesmas parece ser mais lenta que a dos polinizadores a mudanças no habitat (Taki and Kevan 2007). No entanto, este resultado não exime a influência da disponibilidade de flores no estabelecimento das interações (ver Capítulo 1), já que a diversidade floral interfere diretamente no número de nichos de forrageio para polinizadores (Potts et al. 2003). Sendo assim, a estrutura da vegetação e a quantidade/qualidade de recursos florais parecem exercer influências independentes sobre as redes planta-polinizador nas áreas amostradas.

Já que não houve efeito da estrutura da vegetação na disponibilidade de flores, as diferenças estruturais da floresta entre parcelas amostrais podem ser compreendidas como diferenças em sua habilidade de servir como habitat (Harvey et al. 2006) e de fornecer recursos não florais a polinizadores, tais como recursos tróficos às larvas (Ricarte et al. 2011) e substratos para confecção dos ninhos de insetos sociais (Potts et al. 2003, Williams 2011). De fato, diferenças físicas entre habitats, tais como nível de fechamento de dossel e tipo de cobertura do solo (gramínea vs. arbustiva), afetam a estrutura da comunidade de abelhas (Williams 2011), sendo as condições microclimáticas importantes em escala local (Burkle and Alarcón 2011).

Com relação aos visitantes florais registrados, pode-se considerar que a amostragem realizada no presente trabalho foi relativamente robusta, uma vez que as espécies de abelhas coletadas correspondem a 60% das 115 espécies de abelhas capturadas em um levantamento

realizado durante doze meses na mesma área de estudo, ao longo de uma transecção de 1850 m abrangendo diferentes estágios sucessionais (Maia and Melo em preparação). Além do mais, no presente estudo foram registradas aproximadamente 25 espécies que não haviam sido capturadas naquele levantamento. Esta estimativa não pôde ser realizada para os demais grupos taxonômicos de visitantes florais (ver Material suplementar do Capítulo 1) devido à ausência de levantamentos sistematizados dentro da região.

Tanto a riqueza quanto a abundância de visitantes florais responderam negativamente à densidade do sub-bosque, e somente a abundância respondeu positivamente à variação no DAP de indivíduos lenhosos. O efeito negativo da densidade do sub-bosque parece contraintuitivo, uma vez que uma maior densidade do sub-bosque poderia proporcionar maior estratificação horizontal e, conseqüentemente, maior disponibilidade de nichos. Porém, uma correlação negativa já havia sido constatada entre riqueza de sirfídeos (grupo que realizou 25% das interações registradas no presente levantamento) e cobertura de arbustos e árvores (Humphrey et al. 1999), talvez porque estes animais estejam associados com áreas mais abertas e iluminadas (Gittings et al. 2006) e com vegetação herbácea (Kula 1997), cuja densidade se reduz com o sombreamento. O efeito positivo da variação do DAP é mais claro. Na medida em que este atributo estrutural proporcionou maior heterogeneidade em sombreamento e, conseqüentemente, oportunidades mais diversas, contribuiu para o aumento da abundância de insetos, servindo, inclusive, como um local abrigado conveniente para a termorregulação de algumas espécies (Herrera 1997).

Todos os resultados referentes à estrutura da vegetação podem ser também interpretados à luz das trajetórias sucessionais previstas, já que é esperado que, com o avanço da sucessão ecológica em áreas iniciais de florestas tropicais, haja um incremento em área basal, densidade, altura e variação do DAP de indivíduos arbóreos constituindo o dossel (Guariguata and Ostertag 2001, Chazdon 2008, Cheung et al. 2010) e uma redução na

densidade de indivíduos do sub-bosque intolerantes à sombra (Chazdon 2008, Cheung et al. 2010). O aumento na diversidade arquitetural e microclimática durante os primeiros anos de sucessão proporciona maior gama de nichos (Brown and Southwood 1987), ocasionando mudanças em curto prazo nas comunidades de insetos (Corbet 1995). Portanto, as relações acima, com densidade do sub-bosque e variação do DAP, podem ser decorrentes também das variações entre parcelas em termos sucessionais. Sendo assim, mudanças sucessionais associadas com o aumento na variação do DAP e redução na densidade do sub-bosque podem ter ocasionado um incremento na riqueza e na abundância de insetos, como encontrado por uma série de autores (e.g., Brown and Southwood 1983, 1987, Steffan-Dewenter and Tscharnkte 1997, 2001, Martinko et al. 2006). Porém, em alguns casos o efeito sucessional é distinto, de modo que a relação entre sucessão e riqueza/abundância de insetos pode ser inversa (Frank et al. 2012) ou neutra (Harvey et al. 2006). Estes resultados conflitantes provavelmente sejam decorrentes de diferença entre ecossistemas e/ou em atributos da história de vida dos *taxa* estudados (Steffan-Dewenter and Tscharnkte 1997), como padrões de movimento, uso do habitat, demanda de recursos e comportamento (Harvey et al. 2006), que ocasionam respostas diferenciadas dos insetos ao ambiente. Dentro de um mesmo táxon, como, por exemplo, a família Syrphidae, as guildas dos imaturos são associadas a condições ambientais bem específicas (Deans et al. 2007, Ricarte et al. 2011), de forma que os padrões sucessionais de riqueza e abundância dos membros das diferentes guildas podem ser antagônicos.

Quanto às propriedades das redes planta-polinizador, apenas a equitatividade de interações e a especialização da rede foram significativamente explicadas pelos atributos estruturais da vegetação. Ambas sofreram efeito da altura máxima do dossel, e somente equitatividade de interações foi influenciada pela área basal. Embora o modelo incluindo a diversidade de interações não tenha sido significativo após correção de Bonferroni (Tabela 1),

o mesmo será discutido devido à forte relação positiva com a altura máxima (coeficiente angular = 0,70). Sendo assim, para áreas iniciais de Floresta Atlântica, os atributos estruturais que determinaram modificações nas propriedades das redes de interação foram a altura máxima do dossel e, com menor intensidade, a área basal. Por outro lado, para uma floresta de coníferas, os atributos estruturais que se destacaram foram variação do diâmetro de árvores dentro da parcela e densidade de indivíduos arbóreos (Devoto et al. 2012). Provavelmente estes resultados divergentes se devam a características distintas entre ambas as florestas, tais como a estratificação dos recursos florais. Enquanto na Floresta Atlântica os recursos florais estão distribuídos por todos os estratos, inclusive no arbóreo, na Floresta de Coníferas eles estão concentrados majoritariamente nos estratos inferiores da vegetação, sendo mais importantes, neste caso, os atributos estruturais relacionados à incidência de luminosidade.

Como os modelos de regressão selecionados pelo critério de Akaike indicaram não haver influência significativa da altura máxima na riqueza e abundância dos visitantes florais, a relação positiva entre diversidade de interações e altura de dossel muito provavelmente não seja decorrente da disponibilidade de habitats físicos adicionais para insetos, dada pela maior estratificação vertical (Ulyshen 2011). Portanto, a tendência de uma maior diversidade de interações em parcelas com maior altura de dossel deve estar associada à maior riqueza de espécies floridas oferecida pelo incremento na complexidade da estrutura vertical bem como ao aumento da participação das espécies do dossel como recurso para polinizadores. Em tais áreas, os insetos provavelmente interagiram com um maior número de plantas com flores no dossel, porém visitaram as espécies vegetais de forma equitativa, ou seja, com uma distribuição relativamente uniforme da frequência de interações entre as distintas interações par-a-par, o que resultou no aumento da equitatividade de interações. Este aumento em diversidade e equitatividade de interações proporcionou redução da especialização da rede. A polinização de flores do dossel por uma variedade de insetos generalistas foi relatada para

florestas tropicais (Johnson and Steiner 2000), com grande participação de insetos pequenos diversos (23%) (Bawa et al. 1985), resultando em uma polifilia acentuada nos estratos superiores da vegetação (Ramírez 2010). Isto poderia também contribuir para a redução da especialização da rede e aumento da diversidade de interações em áreas com maior altura de dossel. Além disto, as árvores de florestas tropicais tendem a apresentar fenologia de florescimento em massa (Johnson and Steiner 2000), oferecendo recurso abundante durante curtos períodos de tempo (observação pessoal), sendo a fenofase de florescimento a mais sazonal na Floresta Atlântica (Staggemeier and Morellato 2011). Assim, os visitantes florais possivelmente aproveitem esta fonte provisória de recurso e, quando esgotada, restabeleçam sua visitação às plantas herbáceas e arbustivas, que, na área de estudo, florescem também em períodos nos quais as árvores não florescem (Donatti and Varassin submetido). De fato, mais da metade das interações feitas pelas espécies arbóreas foram compartilhadas com arbustivas e herbáceas na área de estudo (Donatti and Varassin submetido). Isto, de certa forma, contradiz o menor nível de sobreposição de polinizadores entre plantas com distintas formas de vida, proposta por Ramírez (2005).

A relação positiva da equitatividade de interações com a altura do dossel também pode ser explicada pela trajetória sucessional esperada: aumento da altura das árvores (Chazdon 2008) e aumento da equitatividade de interações (Albrecht et al. 2010, Devoto et al. 2012) ao longo da sucessão. No entanto, a relação negativa entre equitatividade de interações e área basal parece paradoxal, já que é previsto que, com o avanço da sucessão ecológica, também haja um incremento em área basal (Guariguata and Ostertag 2001, Chazdon 2008). Porém, existe a possibilidade de que este aumento em equitatividade de interações (ou na própria área basal) durante a sucessão não seja linear, o que pode ter ocasionado as tendências inversas observadas em áreas sucessionais iniciais. Mas isto não passará de mera especulação até que

mais estudos relacionando propriedades de redes mutualísticas com sucessão ecológica sejam realizados.

O presente trabalho mostrou que, mesmo em áreas sucessionais iniciais, a estrutura da vegetação pode afetar algumas propriedades das redes planta-polinizador, como a especialização de rede, a equitatividade e a diversidade de interações. A altura máxima do dossel destacou-se como um dos atributos estruturais mais importantes para explicar as propriedades das redes, enquanto a densidade do sub-bosque foi relevante para explicar a riqueza e a abundância de insetos. Todos os efeitos dos atributos estruturais não foram mediados pela disponibilidade de flores, mas foram dados por modificações em outras características do habitat. É possível que, em comparação aos descritores de rede e de diversidade utilizados no presente trabalho, a composição de espécies de polinizadores e a microestrutura das redes de interação sejam ainda mais sensíveis às características estruturais da vegetação, sendo este um tema que merece atenção em estudos futuros. Os resultados encontrados neste trabalho são também interessantes do ponto de vista aplicado. Como o êxito da restauração ecológica está ligado ao sucesso da polinização biótica, que confere resiliência às comunidades vegetais (Menz et al. 2011), grupos taxonômicos não-alvos nos projetos de restauração, tais como os polinizadores (Williams 2011), merecem cada vez mais atenção neste contexto. Estratégias de manejo que interfiram nos atributos estruturais considerados importantes neste trabalho, de modo a maximizar variedade e quantidade de visitantes florais bem como diversidade e equitatividade de interações, poderiam incrementar o serviço de polinização em áreas restauradas.

Referências

Alaback, P. B. and Herman, F. R. 1988. Long-term response of understory vegetation to stand density in *Picea-Tsuga* forests. – Can. J. Forest Res. 18: 1522–1530.

- Albrecht, M. et al. 2010. Plant–pollinator network assembly along the chronosequence of a glacier foreland. – *Oikos* 119: 1610–1624.
- Almeida-Neto, M. et al. 2008. A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. – *Oikos* 117: 1227–1239.
- Ares, A. et al. 2009. Understory vegetation response to thinning disturbance of varying complexity in coniferous stands. – *Appl. Veg. Sci.* 12: 472–487.
- Bascompte, J. et al. 2003. The nested assembly of plant-animal mutualistic networks. – *Proc. Natl Acad. Sci. USA* 100: 9383–9387.
- Bawa, K. S. et al. 1985. Reproductive Biology of Tropical Lowland Rain Forest Trees. II. Pollination Systems. – *AM. J. Bot.* 72: 346–356.
- Blüthgen, N. et al. 2006. Measuring specialization in species interaction networks. – *BMC Ecol.* 6: 1–12.
- Bourgeron, P. S. 1983. Spatial aspects of vegetation structure. – In: Golley, F. B. (ed.), *Ecosystems of the world - tropical rain forest ecosystems: structure and function*. vol.14A. Elsevier, pp. 29–47.
- Branquart, E. and Hemptinne J. L. 2000. Selectivity in the exploitation of floral resources by hoverflies (Diptera: Syrphinae). – *Ecography* 23: 732–742.
- Brown, V. K. and Southwood, T. R. E. 1983. Trophic diversity, niche breadth and generation times of exopterygote insects in a secondary succession. – *Oecologia* 56: 220–225.
- Brown, V. K. and Southwood, T. R. E. 1987. Secondary succession: patterns and strategies. – In: Gray, A. J. et al. (eds.), *Colonization, succession and stability*. Blackwell, pp. 315–337.
- Brunig, E. F. 1983. Vegetation structure and growth. – In: Golley, F. B. (ed.), *Ecosystems of the world - Tropical rain forest ecosystems: structure and function*. vol.14A. Elsevier. pp. 49–75.

- Burkle, L. A. and Alarcón, R. 2011. The future of plant-pollinator diversity: understanding interaction networks across time, space, and global change. – *Am. J. Bot.* 98: 528–538.
- Castagneyrol, B. and Jactel, H. 2012. Unraveling plant–animal diversity relationships: a meta-regression analysis. – *Ecology* 93: 2115–2124.
- Chazdon, R. L. 2008. Chance and Determinism in Tropical Forest Succession. – In: Carson, W. P. and Schnitzer, S. A. (eds.). *Tropical forest community ecology*. Wiley-Blackwell, pp. 384–408.
- Cheung, K. C. et al. 2010. Forest Recovery in Newly Abandoned Pastures in Southern Brazil: Implications for the Atlantic Rain Forest Resilience. – *Natureza & Conservação* 8: 66–70.
- Corbet, S. A. 1995. Insects, plants and succession: advantages of long-term set-aside. – *Agr. Ecosyst. Environ.* 53: 201–217.
- Deans, A. M. et al. 2007. Hoverfly (Syrphidae) Communities respond to varying structural retention after harvesting in Canadian Peatland Black Spruce Forests. – *Environ. Entomol.* 36: 308–318.
- Devoto, M. et al. 2012. Understanding and planning ecological restoration of plant-pollinator networks. – *Ecol. Lett.* 15: 319–328.
- Donatti, A. J. and Varassin, I. G. Temporal changes in pollination interaction networks in restored areas of Atlantic forest in Brazil. – submetido à revista *Restor. Ecol.*
- Dormann C. F. and Gruber, B. 2012. bipartite: Visualising bipartite networks and calculating some (ecological) indices. R package version 1.18, <<http://CRAN.R-project.org/package=bipartite>>
- Encinas-Viso, F. et al. 2012. Phenology drives mutualistic network structure and diversity. – *Ecol. Lett.* 15: 198–208.
- Exeler N. et al. 2009. Restoration of riverine inland sand dune complexes: implications for the conservation of wild bees. – *J. Appl. Ecol.* 46: 1097–1105.

- Ferretti, A. R. and Britez, R. M. 2005. A restauração da Floresta Atlântica no litoral do estado do Paraná: os trabalhos da SPVS. – In: Galvão, A. P. M. and Porfírio-da-Silva, V. (eds.), *Restauração florestal: fundamentos e estudos de caso*. Embrapa Florestas, pp. 87–102.
- Frank, T. et al. 2012. Habitat age affects beetle diversity in wildflower areas. – *Agr. Ecosyst. Environ.* 152: 21–26.
- Frankén, M. and Nilsson, S. G. 2008. How can we preserve and restore species richness of pollinating insects on agricultural land? – *Ecography* 31: 698–708.
- Gilbert, F. et al. 1994. The evolution of feeding strategies. – In: Eggleton, P. and Vane-Wright, R. (eds.), *Phylogenetics and Ecology*. Academic Press, pp. 324–343.
- Gittings, T. et al. 2006. The contribution of open spaces to the maintenance of hoverfly (Diptera, Syrphidae) biodiversity in Irish plantation forests. – *Forest Ecol. Manag.* 237: 290–300.
- Guariguata, M. R. and Ostertag, R. 2001. Neotropical secondary forest succession: changes in structural and functional characteristics. – *Forest Ecol. Manag.* 148: 185–206.
- Guimarães, P. R. Jr. and Guimarães, P. 2006. Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. – *Environ. Modell. Softw.* 21: 1512–1513.
- Harvey, C. A. et al. 2006. Patterns of animal diversity in different forms of tree cover in agricultural landscapes. – *Ecol. Appl.* 16: 1986–1999.
- Herrera, C. M. 1997. Thermal biology and foraging responses of insect pollinators to the forest floor irradiance mosaic. *Oikos* 78: 601–611.
- Horgan, F. G. 2002. Shady field boundaries and the colonisation of dung by coprophagous beetles in Central American pastures. – *Agr. Ecosyst. Environ.* 91: 25–36.
- Humphrey, J. W. et al. 1999. Relationships between insect diversity and habitat characteristics in plantation forests. – *Forest Ecol. Manag.* 113: 11–21.

- Johnson, S. D. and Steiner, K. E. 2000. Generalization versus specialization in plant pollination systems. – *Trends Ecol. Evol.* 15: 140–143.
- Jordan, C. F. 1985. Nutrient cycling in tropical forest ecosystems: principles and their application in management and conservation. – John Wiley & Sons.
- Kaiser-Bunbury, C. N. et al. Predicting the microstructure of plant–pollinator interaction networks. – submetido à revista *Ecology*.
- Kula, E. 1997. Hoverflies (Dipt.: Syrphidae) of spruce forest in different health condition. – *Entomophaga* 42: 133–138.
- Lomov, B. et al. 2010. Pollination and plant reproductive success in restored urban landscapes dominated by a pervasive exotic pollinator. – *Landscape Urban. Plan.* 96: 232–239.
- Maia, C. M. and Melo, G. A. R. Assembleias de abelhas (Apinae, Hymenoptera) em área de Mata Atlântica no sul do Brasil. – em preparação.
- Martinko, E. A. et al. 2006. Successional change in the insect community of a fragmented landscape. – *Landscape Ecol.* 21: 711–721.
- Menz, M. H. M. et al. 2011. Reconnecting plants and pollinators: challenges in the restoration of pollination mutualisms. – *Trends Plant. Sci.* 16: 4–12.
- Myers, N. et al. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. – *Nature* 403: 853–858.
- Olesen, J. M. et al. 2011. Missing and forbidden links in mutualistic networks. – *P. Roy. Soc. B-Biol. Sci.* 278: 725–732.
- Pauw, A. 2007. Collapse of a pollination web in small conservation areas. – *Ecology* 88: 1759–1769.
- Potts, S.G. et al. 2003. Linking bees and flowers: how do floral communities structure pollinator communities? – *Ecology* 84: 2628–2642.

- R Development Core Team. 2012. R: a language and environment for statistical computing. – R Foundation for Statistical Computing. <<http://www.R-project.org>>
- Ramírez, N. 2005. Temporal overlap of flowering species with the same pollinating agent class: the importance of habitats and life forms. – *Int. J. Botany* 1: 27–33
- Ramírez, N. 2010. Vegetation structure and pollination in the Venezuelan Central Plain. – *Flora* 205: 229–241.
- Ricarte, A. et al. 2011. Assessing the effects of vegetation type on hoverfly (Diptera: Syrphidae) diversity in a Mediterranean landscape: implications for conservation. – *J. Insect Conserv.* 15: 865–877.
- Rocca, M. A. and Sazima, M. 2007. Ornitofilia em Mata Atlântica de encosta: sub-bosque *versus* dossel. – *Rev. Bras. Biocien.* 5: 849–851.
- Santamaría, L. and Rodríguez-Gironés, M. A. 2007. Linkage rules for plant-pollinator networks: Trait complementarity or exploitation barriers? – *PLoS Biol.* 5: 354–362.
- Schleuning, M. et al. 2012. Specialization of mutualistic interaction networks decreases towards tropical latitudes. – *Curr. Biol.* 22: 1925–1931.
- Staggemeier, V. G. and Morellato, L. P. C. 2011. Reproductive phenology of coastal plain Atlantic forest vegetation: comparisons from seashore to foothills. – *Int. J. Biometeorol.* 55: 843–854.
- Steffan-Dewenter, I. and Tschardtke, T. 1997. Early succession of butterfly and plant communities on set-aside fields. – *Oecologia* 109: 294–302.
- Steffan-Dewenter, I. and Tschardtke, T. 2001. Succession of bee communities on fallows. – *Ecography* 24: 83–93.
- Taki, H. and Kevan, P. G. 2007. Does habitat loss affect the communities of plants and insects equally in plant-pollinator interactions? Preliminary findings. – *Biodivers. Conserv.* 16: 3147–3161.

- Taki, H. et al. 2010. Responses of community structure, diversity, and abundance of understory plants and insect assemblages to thinning in plantations. – *Forest Ecol. Manag.* 259: 607–613.
- Trojelsgaard, K. and Olesen, J. M. 2013. Macroecology of pollination networks. – *Global Ecol. Biogeogr.* 22: 149–162.
- Tylianakis, J. M. et al. 2010. Conservation of species interaction networks. *Biol. Conserv.* 143: 2270–2279.
- Ulyshen, M. D. 2011. Arthropod vertical stratification in temperate deciduous forests: Implications for conservation-oriented management. – *Forest Ecol. Manag.* 261: 1479–1489.
- Vázquez, D. P. and Aizen, M. A. 2003. Null model analyses of specialization in plant-pollinator interactions. – *Ecology* 84: 2493–2501.
- Vázquez D. P. et al. 2009. Evaluating multiple determinants of the structure of plant-animal mutualistic networks. – *Ecology* 90: 2039–2046.
- Verdú, M. and Valiente-Banuet, A. 2011. The relative contribution of abundance and phylogeny to the structure of plant facilitation networks. – *Oikos* 120: 1351–1356.
- Williams, N. M. 2011. Restoration of nontarget species: bee communities and pollination function in riparian forests. – *Restor. Ecol.* 19: 450–459.

Tabela 1. Modelos de regressão linear, selecionados pelo critério de Akaike (AIC), utilizando as propriedades padronizadas das redes planta-polinizador, riqueza de visitantes florais, abundância de visitantes florais, riqueza de plantas floridas no estrato herbáceo-arbustivo e densidade floral no estrato herbáceo-arbustivo como variáveis resposta e os atributos estruturais da vegetação como variáveis preditoras. DI_{padr} = diversidade de interações padronizada; EI_{padr} = equitatividade de interações padronizada; $H_2'_{padr}$ = especialização da rede padronizada; C_{padr} = conectância padronizada; $NODF_{padr}$ = aninhamento padronizado; Riq_Ins = riqueza de insetos; Abund_Ins = abundância de insetos; Riq_HA = riqueza de plantas floridas no estrato herbáceo-arbustivo; LNDensFlor_HA = logaritmo natural da densidade floral no estrato herbáceo-arbustivo; ABSoma_D = soma das áreas basais dos indivíduos do dossel; DAPvar_D = variância do DAP dos indivíduos do dossel; LNAltMáx_D = logaritmo natural da altura máxima dos indivíduos do dossel; Dens_D = densidade de indivíduos do dossel; Dens_SB = densidade de indivíduos do sub-bosque. Os valores em negrito se referem a modelos significativos após correção de Bonferroni ($\alpha = 0,006$).

	Intercepto	Coeficientes de regressão (β)					R^2 ajustado	p (modelo)	AIC
		ABSoma_D	DAPvar_D	LNAltMáx_D	Dens_D	Dens_SB			
DI_{padr}	-2,1693	–	-0,0009 (p = 0,058)	0,7020 (p = 0,012)	-0,0038 (p = 0,074)	0,0071 (p = 0,062)	0,59	0,034	-50,8
EI_{padr}	-0,2844	-0,0798 (p = 0,008)	–	0,1100 (p = 0,003)	–	–	0,61	0,006	-101,3
$H_2'_{padr}$	1,4426	–	–	-0,4529 (p < 0,001)	–	–	0,74	<0,001	-73,3
C_{padr}	0,0025	0,0052 (p = 0,143)	–	–	–	–	0,12	0,143	-146,4
$NODF_{padr}$	0,1639	0,1314 (p = 0,036)	–	-0,0707 (p = 0,132)	-0,0007 (p = 0,129)	0,0016 (p = 0,126)	0,61	0,156	-67,8
Riq_Ins	126,3850	–	–	–	–	-2,1580 (p = 0,002)	0,59	0,002	77,9
Abund_Ins	317,7486	–	0,9449 (p = 0,033)	–	–	-7,0662 (p = 0,019)	0,60	0,007	112,9
Riq_HA	15,6476	–	0,0255 (p = 0,204)	–	–	-0,2486 (p = 0,071)	0,33	0,066	40,7
LNDensFlor_HA	9,2569	–	–	–	–	-0,1144 (p = 0,068)	0,23	0,068	21,8

Apêndice A1. Propriedades das redes planta-polinizador (valores não distintos do acaso não foram apresentados na tabela), atributos estruturais da vegetação, métricas referentes aos visitantes florais e métricas referentes às plantas floridas de cada parcela amostral em áreas restauradas de Floresta Atlântica do Sul do Brasil. RN = regeneração natural; RF = reflorestamento; DI_{obs} = diversidade de interações observada; EI_{obs} = equitatividade de interações observada; $H_2'_{obs}$ = especialização da rede observada; C_{obs} = conectância observada; M_{obs} = modularidade observada; $NODF_{obs}$ = aninhamento observado; Riq_Ins = riqueza de insetos; Abund_Ins = abundância de insetos; Riq_HA = riqueza de plantas floridas no estrato herbáceo-arbustivo; DensFlor_HA = densidade floral no estrato herbáceo-arbustivo; ABSoma_D = soma das áreas basais dos indivíduos do dossel (em m²/ha); DAPvar_D = variância do DAP dos indivíduos do dossel (em cm); AltMáx_D = altura máxima dos indivíduos do dossel (em m); Dens_D = densidade de indivíduos do dossel por hectare; Dens_SB = densidade de indivíduos do sub-bosque por hectare.

Parcela	DI_{obs}	EI_{obs}	$H_2'_{obs}$	C_{obs}	M_{obs}	$NODF_{obs}$	Riq_Ins	Abund_Ins	Riq_HA	DensFlor_HA	ABSoma_D	DAPvar_D	AltMáx_D	Dens_D	Dens_SB
RN-1	4,81	0,96	0,34	0,09	0,58	14,53	87	229	16	922	6,74	66,62	14,00	894	4578
RN-2	4,35	0,94	0,67	0,07	0,74	–	80	153	13	296	1,93	55,01	8,32	162	1194
RN-3	4,75	0,87	0,57	0,08	0,55	19,28	137	535	15	1120778	8,03	165,88	9,00	195	199
RN-4	4,89	0,93	0,61	0,06	0,68	9,59	139	372	21	183	1,53	18,33	8,00	244	2189
RN-5	4,59	0,90	0,61	0,10	0,59	17,66	115	354	11	29560	5,02	90,43	8,50	699	995
RN-6	3,56	0,88	0,71	0,11	0,67	–	41	110	6	135	5,30	12,04	7,00	1235	8360
RF-1	4,67	0,90	0,47	0,07	0,61	12,06	101	394	21	657	11,29	104,26	12,00	1089	597
RF-2	4,61	0,86	0,57	0,06	0,57	15,18	120	484	25	1267	10,99	247,27	9,00	910	1791
RF-3	4,67	0,89	0,49	0,10	0,51	20,94	100	489	18	5848	7,90	235,12	8,70	812	3782
RF-4	3,96	0,93	0,72	0,11	0,67	–	58	144	8	449	6,30	146,65	9,00	634	5772
RF-5	3,85	0,94	0,57	0,14	0,57	–	39	102	7	338	9,75	69,22	9,90	894	4777
RF-6	4,81	0,93	0,56	0,09	0,59	15,52	109	325	13	10463	6,40	13,70	9,00	877	1791

CONSIDERAÇÕES FINAIS

O presente trabalho contribuiu para a compreensão dos fatores determinantes das interações par-a-par em áreas sucessionais iniciais e do efeito da estrutura da vegetação na topologia das redes, além de constatar que as diferenças entre condições de manejo não foram evidentes no nível das interações planta-polinizador.

O acoplamento fenológico foi o principal determinante da microestrutura das redes, o que ressalta a importância de medidas de conservação em Floresta Atlântica que visem à manutenção da coocorrência temporal entre parceiros mutualísticos. Em função disto, sugere-se que no reflorestamento sejam plantadas espécies com fenologias distintas, de modo a atrair e sustentar maior variedade de visitantes florais ao longo do ano.

Como em florestas tropicais os recursos florais se distribuem em todos os estratos da vegetação e um incremento na complexidade da estrutura vertical implica em aumento da riqueza de espécies floridas e da participação do dossel na polinização, a altura máxima das árvores destacou-se como um dos atributos estruturais mais importantes para explicar as propriedades das redes. O efeito da estrutura do dossel e sub-bosque na topologia das redes não foi mediado pela disponibilidade de flores nos estratos inferiores da vegetação, indicando que as alterações em outras características do habitat (proporcionadas pelas mudanças estruturais da vegetação) e os fatores ligados à quantidade/qualidade de recursos florais exercem influências independentes sobre as redes planta-polinizador nas áreas estudadas.

A especialização entre parceiros mutualísticos, uma propriedade discutida há décadas no campo da ecologia da polinização e apresentada na introdução geral desta tese, não sofreu influência do método de restauração. Sendo assim, não se pôde contribuir para a resolução das divergências existentes na literatura quanto à relação da especialização com sucessão ecológica. No entanto, tendo havido uma menor especialização de rede (e maior diversidade e equitatividade de interações) em áreas com maior altura de dossel, o presente trabalho avançou no entendimento das relações entre a estrutura da vegetação e as interações planta-polinizador.

A ausência de efeito do método de restauração na topologia e na microestrutura das redes de polinização em áreas sucessionais iniciais de Floresta Atlântica permanece pobremente entendida, sobretudo porque a área de estudo está inserida em uma matriz florestal, tornando este projeto de restauração distinto da grande maioria. Destaca-se, assim, a necessidade de que as redes de interação planta-polinizador sejam estudadas em áreas sucessionais mais avançadas e também sob outras situações de restauração ecológica, como em paisagens altamente fragmentadas, com matrizes pouco conservadas.

APÊNDICES

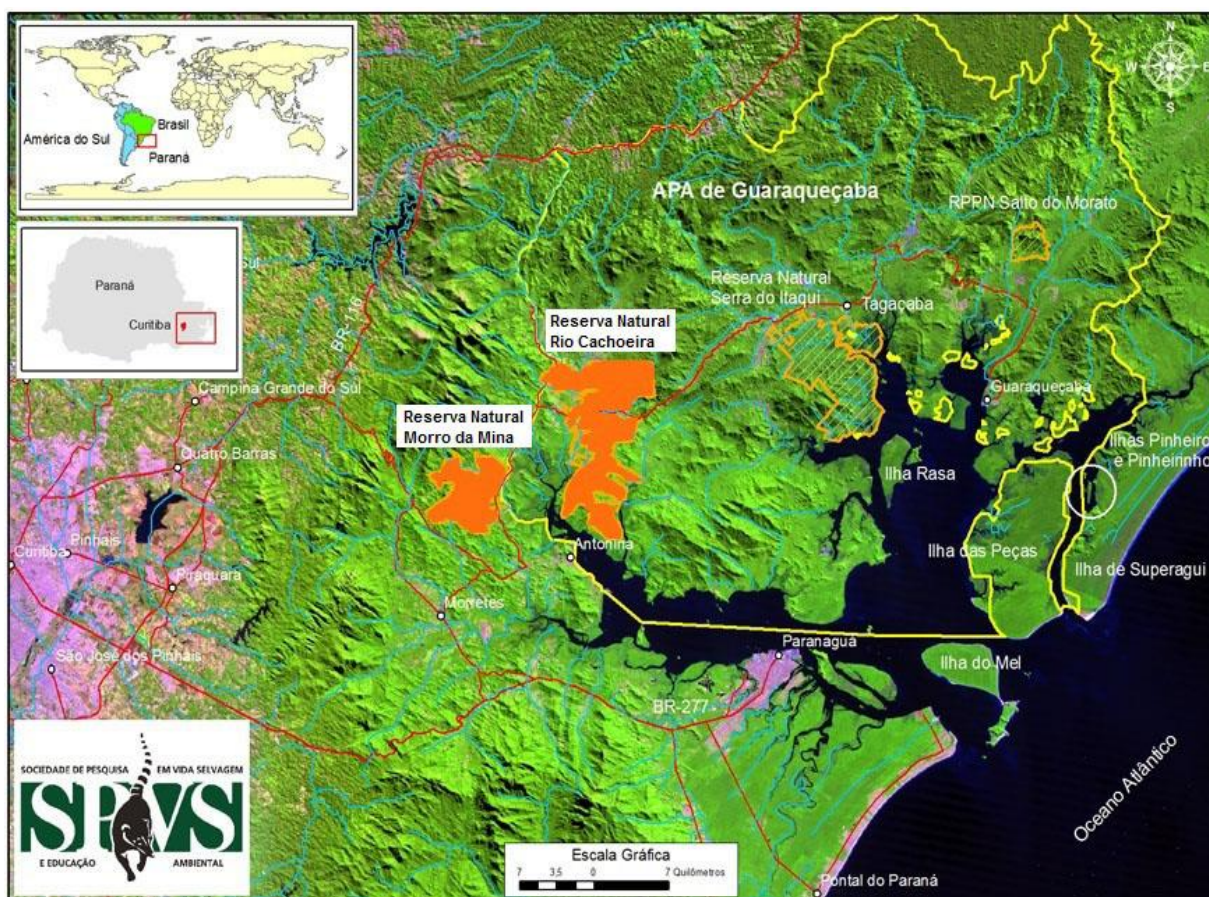


FIGURA 1 – LOCALIZAÇÃO DA ÁREA DE ESTUDO NA ÁREA DE PROTEÇÃO AMBIENTAL DE GUARAQUEÇABA, PARANÁ, BRASIL. EM DESTAQUE, RESERVA NATURAL MORRO DA MINA E RESERVA NATURAL RIO CACHOEIRA. FONTE: <http://www.safaritour.com.br/images/mapa-g.jpg>, modificado por Carolina Yumi Shimamoto (2012).



FIGURA 2 – PARCELAS UTILIZADAS PARA LEVANTAMENTO DAS INTERAÇÕES PLANTA-POLINIZADOR EM ÁREAS SUCESSIONAIS INICIAIS DE FLORESTA ATLÂNTICA (ANTONINA, PARANÁ, BRASIL), SOB DUAS CONDIÇÕES DE MANEJO. A-F: regeneração natural; G-L: reflorestamento. FONTE: Jana M. T. de Souza (2013).

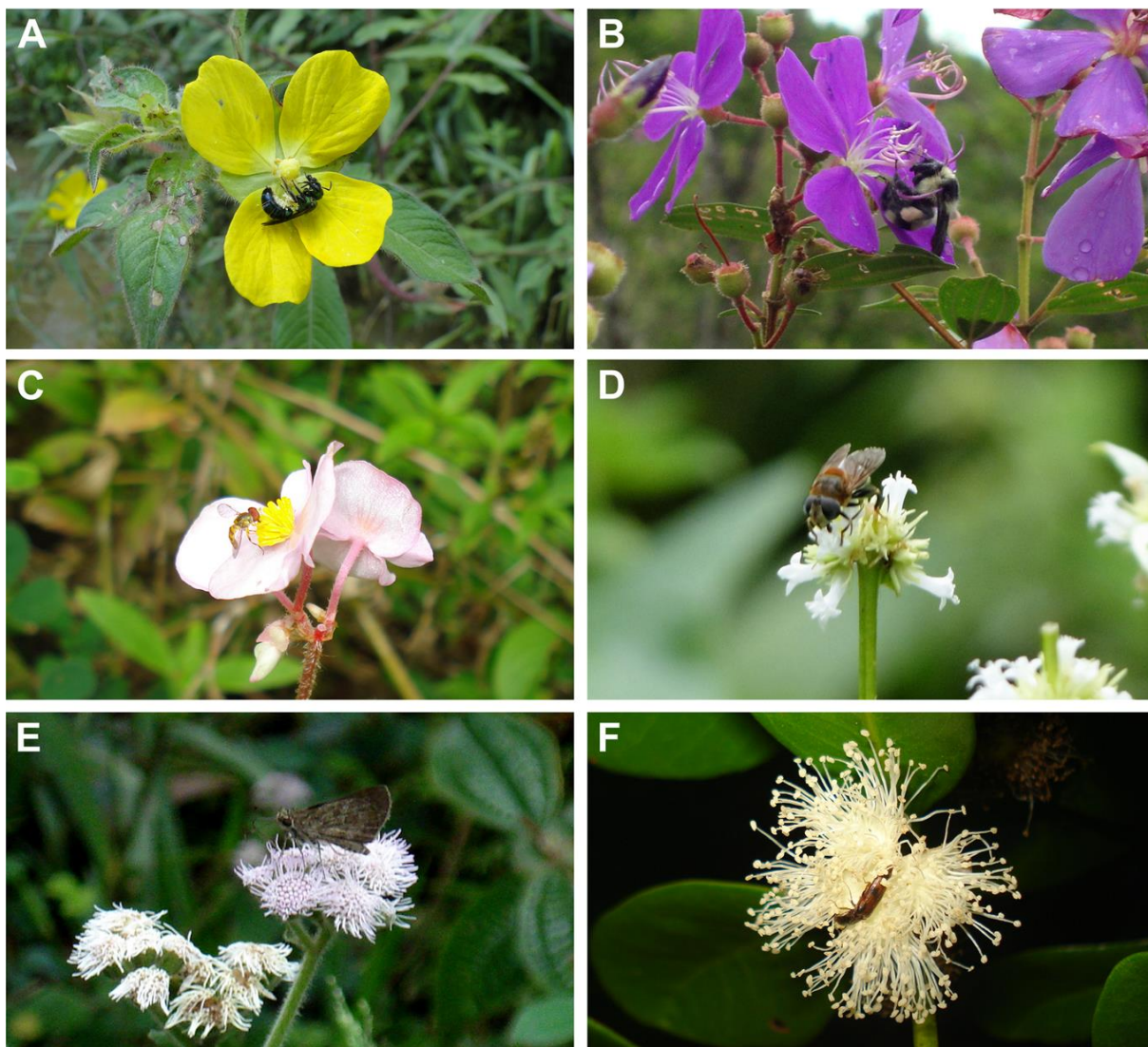


FIGURA 3 – INTERAÇÕES PLANTA-POLINIZADOR EM ÁREAS SUCESSIONAIS INICIAIS DE FLORESTA ATLÂNTICA (ANTONINA, PARANÁ, BRASIL). A: Augochlorini (Hymenoptera, Apidae, Halictinae) visitando *Ludwigia* sp. (Onagraceae); B: *Bombus brasiliensis* (Hymenoptera, Apidae, Apinae) visitando *Tibouchina regnellii* (Melastomataceae); C: *Toxomerus* sp. (Diptera, Syrphidae, Syrphinae) visitando *Begonia fischeri* (Begoniaceae); D: *Palpada* sp. (Diptera, Syrphidae, Eristalinae) visitando *Spermacoce schumannii* (Rubiaceae); E: Hesperinae (Hesperiidae) visitando *Ageratum conyzoides* / *Barrosoa betonicaeformis* (Asteraceae); F: Elateridae (Coleoptera) visitando *Psidium cattleianum* (Myrtaceae). FONTE: Jana M. T. de Souza (2013).